

Morphologische Verteidigungen und Temperaturtoleranz als Schlüsselfaktoren für die erfolgreiche Invasion von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika



Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Katharina Engel

München, 26. September 2013

Erstgutachter: Prof. Dr. Herwig Stibor

Zweitgutachter: PD Dr. Martin Heß

Sondergutachter: Prof. Dr. Ralph Tollrian

Tag der mündlichen Prüfung: 18. März 2014

Für meine Familie und Freunde, die mich dabei unterstützt und bestärkt haben!

INHALTSVERZEICHNIS

Allgemeine Zusammenfassung.....	1
General Summary.....	4
 Kapitel 1	 6
Einleitung	
 Kapitel 2	 25
Morphological defences of invasive <i>Daphnia lumholtzi</i> protect against vertebrate and invertebrate predators	
Engel K, Schreder T, Tollrian R. <i>Journal of Plankton Research</i> , eingereicht.	
 Kapitel 3	 45
Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of <i>Daphnia lumholtzi</i> in North America?	
Engel K, Tollrian R. (2009) <i>Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences</i> 276, 1865-1873.	
 Kapitel 4	 56
Competitive ability, thermal tolerance and invasion success in exotic <i>Daphnia lumholtzi</i>	
Engel K, Tollrian R. (2012) <i>Journal of Plankton Research</i> 34, 92-97.	
 Kapitel 5	 63
Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity	
Engel K, Tollrian R, Jeschke JM. (2011) <i>Communicative & Integrative Biology</i> 4, 247-250. (eingeladener Review)	
 Kapitel 6	 68
Diskussion	

Literaturverzeichnis.....	90
Danksagung.....	98
Lebenslauf.....	100
Beiträge der Koautoren.....	103
Eidesstattliche Versicherung und Erklärung.....	104

ALLGEMEINE ZUSAMMENFASSUNG

Invasive Arten (Neobiota) sind eine Hauptursache für den zunehmenden Biodiversitätsverlust, insbesondere in Süßwasser-Ökosystemen. Daher ist die Identifizierung und Untersuchung von Schlüsselfaktoren für den Invasionserfolg eingeführter, nicht-indigener Arten und deren Effekte auf Interaktionen mit heimischen (nativen) Arten von zentraler Bedeutung für den Schutz nativer Biodiversität.

Die im (sub-) tropischen Afrika, Asien und Australien beheimatete, limnische Zooplanktonart *Daphnia lumholtzi* Sars 1885 wurde erstmals 1990 in Nordamerika in zwei südlichen Reservoirn (Texas und Missouri) entdeckt. Als wahrscheinlichstes Einführungsszenario von *Daphnia lumholtzi* gilt der kommerzielle Besatz nordamerikanischer Reservoirn mit exotischen Fischarten aus Afrika. Innerhalb weniger Jahre ist die exotische Daphnienart in viele weitere Seen und Reservoirn im Südosten und Mittleren Westen der USA eingewandert. Heutzutage ist die invasive *Daphnia lumholtzi* in diversen Habitaten (Seen, Reservoirn, Sumpfgebiete und Flüsse) und unterschiedlichen klimatischen/Temperaturbereichen über den nordamerikanischen Kontinent verbreitet.

Als mögliche kausale Faktoren für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* wurde einerseits eine Resistenz gegen Fischprädation mittels ihrer besonderen Fähigkeit zur Ausbildung morphologisch (phänotypisch) plastischer Merkmale (prominenter Helm und lange Spina; Dornen) als Reaktion auf die Anwesenheit von Fischen oder deren abgegebene chemische Substanzen (Fischkairomone) vermutet. Andererseits wurde bei der invasiven Daphnienart oftmals der Besitz einer hohen Temperaturtoleranz aufgrund ihrer (sub-) tropischen Herkunft vorgeschlagen. Nordamerikanische *Daphnia lumholtzi* Populationen weisen typische Abundanzpeaks im Sommer auf, wenn die Abundanzen nativer Zooplanktonarten gering sind. In der vorliegenden Dissertation wurden daher in Laborexperimenten die Parameter morphologische (phänotypisch plastische) Verteidigungen und Temperaturtoleranz als potentielle Schlüsselfaktoren für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika untersucht:

In Prädationsexperimenten wurde der Schutzeffekt der langen morphologischen Merkmale (Helm und Spina) von *Daphnia lumholtzi* (zwei Klone) gegen vertebate (Fische) und invertebrate (Larven von *Chaoborus*) Prädatoren getestet (Kapitel 2). Die Ergebnisse belegen erstmals direkt, dass lange Dornen von adulten *Daphnia lumholtzi* effektive und vorteilhafte Merkmale zum Schutz vor Fischprädatoren darstellen. Weiterhin zeigen die Untersuchungen erstmalig, dass lange Dornen bei juvenilen *Daphnia lumholtzi* einen Schutz gegen *Chaoborus* Prädation bieten. Diese Studie zeigt, dass die langen morphologischen Merkmale von

Daphnia lumholtzi eine multiple Schutzwirkung gegen die Prädation durch diese unterschiedlich selektiven nativen Räuber bedingen. Unsere Studie lässt darauf schließen, dass die Antiprädationsstrukturen von *Daphnia lumholtzi* – möglicherweise neben anderen Faktoren – einen wichtigen funktionellen Mechanismus für ihren Invasionserfolg repräsentieren können.

Um den Einfluss phänotypischer Plastizität in Verteidigungsmerkmalen (induzierbare Verteidigungen) von *Daphnia lumholtzi* auf Interaktionen mit nativen Arten zu testen, wurden in Mesokosmen-Konkurrenzexperimenten *Daphnia lumholtzi* (drei Klone) und eine native nordamerikanische Daphnienart (drei Klone) sowohl in Prädatorabwesenheit als auch unter Fischkairomonexposition und zusätzlicher Fischprädation bei einer moderaten Temperatur (20°C) untersucht (Kapitel 3). In Prädatorabwesenheit zeigte sich eine eindeutige Konkurrenzüberlegenheit der nativen *Daphnia pulicaria*. Unter Fischkairomonexposition und zusätzlicher Fischprädation bildete jedoch *Daphnia lumholtzi* ihre morphologisch (phänotypisch) plastischen Verteidigungsstrukturen (Helm und Spina) aus und dominierte letztendlich deutlich über die konkurrierende native Daphnienart. Nach Abschluss des Konkurrenzexperiments unter Fischprädation zeigten molekulare Analysen, dass ein Fischkairomon induzierter *Daphnia lumholtzi* Klon in den Daphniengemeinschaften final dominierte. Diese Beobachtung einer prädatorvermittelten Dominanzumkehr deutet an, dass die induzierbare Verteidigung gegen Fischprädation eine Schlüsselanpassung für den Einwanderungserfolg von *Daphnia lumholtzi* darstellen kann.

In weiteren Mesokosmen-Konkurrenzexperimenten in Prädatorabwesenheit wurde *Daphnia lumholtzi* (drei Klone) mit der gleichen nativen nordamerikanischen Daphnienart (drei Klone) bei drei umweltrelevanten Temperaturen untersucht (Kapitel 4), um den Einfluss der Temperatur auf die Konkurrenzkraft der beiden Daphnienarten zu erforschen. Die Ergebnisse zeigen, dass die native *Daphnia pulicaria* sowohl bei einer moderaten (20°C) als auch bei einer leicht erhöhten (24°C) Temperatur der eindeutig überlegene Konkurrent war. Hingegen verschoben sich die Konkurrenzverhältnisse in Richtung Dominanz der invasiven *Daphnia lumholtzi* unter dem wärmsten Temperaturszenario (28°C). Diese Beobachtung einer temperaturvermittelten Verschiebung in der kompetitiven Dominanz lässt darauf schließen, dass eine hohe Temperaturtoleranz bei *Daphnia lumholtzi* ihre erfolgreiche Invasion in den südlichen Gebieten Nordamerikas gefördert hat und eine weitere funktionelle Determinante für ihren Invasionserfolg repräsentieren kann. In Kombination mit bereits gefundenen Vorteilen induzierbarer Verteidigungen (Kapitel 3) weist diese Untersuchung (Kapitel 4) jedoch auf eine vielseitige Erklärung für den Erfolg dieses Einwanderers hin.

In einem eingeladenen Review wurde die Verbindung zwischen biologischen Invasionen mit der Klimaveränderung und dem Phänomen der phänotypischen Plastizität aufgezeigt, wobei der Fokus auf die drei Stufen des Invasionsprozesses gelegt wurde (Kapitel 5). Weiterhin wurde eine angesichts der Klimaveränderung erforderlich erscheinende Neudefinition einer „invasiven Art“ vorgeschlagen. Die Kombination einer hohen Temperaturtoleranz und einer phänotypisch plastischen Verteidigung für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* wurde übergreifend diskutiert (Ergebnisse aus den Kapiteln 3 & 4) und damit hervorgehoben, dass mehrere Faktoren den Einwanderungserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika erklären können.

GENERAL SUMMARY

Invasive species (Neobiota) are a major cause of the increasing biodiversity loss, especially in freshwater ecosystems. Therefore, the identification and examination of key factors for the invasion success of introduced, non-indigenous species and their effects on interactions with indigenous (native) species is of particular importance for the protection of native biodiversity.

Native to (sub-) tropical Africa, Asia and Australia, the limnetic zooplankton species *Daphnia lumholtzi* Sars 1885 was detected for the first time in North America in two southern reservoirs (Texas and Missouri) by 1990. The likeliest introduction scenario of *Daphnia lumholtzi* is the commercial stocking of North American reservoirs with exotic fish species from Africa. Within just a few years, the exotic *Daphnia* species has invaded many other lakes and reservoirs in the south-eastern and mid-western United States. Today, the invasive *Daphnia lumholtzi* is found in diverse habitats (lakes, reservoirs, swamps and rivers) and different climatic/temperature ranges across the continental USA.

As possible causal factors for the invasion success of *Daphnia lumholtzi* on the one hand a resistance against fish predation by its unique ability to form morphological (phenotypically) plastic features (prominent helmet and long tail spine; spines) in response to the presence of fishes or their released chemical cues (fish kairomones) has been assumed. On the other hand, the possession of a high thermal tolerance in the invasive *Daphnia* species due to its (sub-) tropical origin has often been suggested. North American *Daphnia lumholtzi* populations exhibit typical abundance peaks during summer, when the abundances of native zooplankton species are low. In the present thesis, I therefore examined in laboratory experiments the parameters morphological (phenotypically plastic) defences and thermal tolerance as potential key factors for the invasion success of *Daphnia lumholtzi* in North America:

In predation experiments, I tested a protective effect of the long morphological features (helmet and tail spine) of *Daphnia lumholtzi* (two clones) against vertebrate (fish) and invertebrate (larvae of *Chaoborus*) predators (Chapter 2). The results are the first direct proof that long spines of adult *Daphnia lumholtzi* represent effective and beneficial features protecting against fish predators. Furthermore, the investigations show for the first time that long spines of juvenile *Daphnia lumholtzi* protect against *Chaoborus* predation. This study revealed that the long morphological traits of *Daphnia lumholtzi* serve as multi-tools offering protection against predation by these native predators with different selectivities. Our study suggests that the anti-predator devices of *Daphnia lumholtzi* may represent – possibly among other factors – an important functional mechanism for its invasion success.

To test the effect of phenotypic plasticity in defensive traits (inducible defences) of *Daphnia lumholtzi* on interactions with native species, I performed mesocosm competition experiments with *Daphnia lumholtzi* (three clones) and a native North American *Daphnia* species (three clones) in predator absence as well as under fish kairomone exposure and additional fish predation at a moderate temperature (20°C; Chapter 3). In predator absence, the native *Daphnia pulicaria* was distinctly competitively superior. However, under fish kairomone exposure and additional fish predation, *Daphnia lumholtzi* formed its morphologically (phenotypically) plastic defences (helmet and tail spine) and finally became distinctly dominant over the competing native *Daphnia* species. At the end of the competition experiment under fish predation, molecular analyses revealed that a fish kairomone-induced *Daphnia lumholtzi* clone finally dominated the *Daphnia* communities. This observation of a predator-mediated switch in dominance suggests that the inducible defence against fish predation may represent a key adaptation for the invasion success of *Daphnia lumholtzi*.

In further mesocosm competition experiments in predator absence, the invasive *Daphnia lumholtzi* (three clones) and the same native North American *Daphnia* species (three clones) were investigated at three environmentally relevant temperatures (Chapter 4), to explore the effect of the temperature on competitive abilities in both *Daphnia* species. The results show that the native *Daphnia pulicaria* was the distinctly superior competitor at the moderate (20°C) as well as at the slightly elevated (24°C) temperature. However, competitive abilities shifted in favour of dominance by the invasive *Daphnia lumholtzi* at the warmest thermal scenario (28°C). This observation of a temperature-mediated shift in competitive dominance suggests that a high thermal tolerance in *Daphnia lumholtzi* has favoured its successful invasion in the southern areas of North America and may represent another functional determinant for its invasion success. Combined with benefits of inducible defences already obtained (Chapter 3), this study (Chapter 4) suggests, however, a multi-faceted explanation for this invader's success.

In an invited review, we outlined the connectedness of biological invasions with climate change and the phenomenon of phenotypic plasticity, whereby we focussed on the three stages of the invasion process (Chapter 5). Furthermore, we proposed a redefinition of an “invasive species”, which appears to be necessary in the face of climate change. Overall, we discussed that the combination of a high thermal tolerance and a phenotypically plastic defence might be responsible for the invasion success of *Daphnia lumholtzi* (results from the Chapters 3 & 4), and thus highlighting that several factors may explain the invasion success of *Daphnia lumholtzi* in North America.

1

EINLEITUNG

Biologische Invasionen

Biologische Invasionen von nicht-indigenen Arten (Neobiota) haben in den letzten zwei Jahrhunderten durch anthropogene Einflüsse stark zugenommen. Aufgrund ihrer oftmals drastischen ökologischen und ökonomischen Auswirkungen (z.B. Mack et al. 2000; Pimentel et al. 2005; Keller & Perrings 2010) stellen invasive Arten enorme Gefahren für die globale Biodiversität und Ökosystemfunktion dar (Sala et al. 2000; Millennium Ecosystem Assessment 2005). Dies verstärkte auch das Forschungsinteresse in den unterschiedlichsten Disziplinen (z.B. Ökologie, Invasionsbiologie und Populationsbiologie) bezüglich exotischer Einwanderer und deren Erfolgsmechanismen. Obwohl nur ein Bruchteil aller eingeführten Organismen invasiv wird (Richardson & Pyšek 2006), gibt es heute zahlreiche Beispiele erfolgreicher invasiver Arten in diversen Habitaten, geographischen Regionen und taxonomischen Gruppen (z.B. Mack et al. 2000; Sakai et al. 2001; Jeschke & Strayer 2005). Invasive Arten müssen den gesamten Invasionsprozess („*invasion pathway*“ oder „*naturalization-invasion continuum*“) – 1.) Einführung (Transport und Freilassung), 2.) Etablierung und 3.) Ausbreitung – durchlaufen und dabei in jedem Stadium unterschiedliche Umweltfilter überwunden haben, um als „invasiv“ und „erfolgreich“ zu gelten (Kolar & Lodge 2001; Sakai et al. 2001; Richardson & Pyšek 2006; Lockwood et al. 2007; Theoharides & Dukes 2007; Hellmann et al. 2008; Walther et al. 2009; Keller & Perrings 2010). Der erste Schritt dieses Invasionsprozesses (die Einführung) ist erfolgt, wenn eine Art absichtlich oder unabsichtlich aus ihrem nativen Verbreitungsgebiet hinaus transportiert und in einem oftmals weit entfernten neuen Gebiet freigelassen wurde. Gemäß der meisten Definitionen invasiver Arten muss dieser erste Invasionsschritt durch Menschen erfolgen (Richardson & Pyšek 2006; Lockwood et al. 2007). Im Zuge menschlicher Aktivitäten (Globalisierung) und anthropogen verursachter Umweltveränderungen werden zunehmend Organismen über natürliche Ausbreitungsbarrieren hinweg in neue Gebiete verbracht (Lodge 1993; Vitousek et al. 1997). Dies geschieht über unterschiedliche Transportwege und Vektoren, entweder durch absichtliche Einführung aus einer Vielzahl von Gründen oder durch unabsichtliche Einschleppung exotischer Arten, beispielsweise als Kontaminanten absichtlich eingeführter Arten (Lodge et al. 2006; Hulme et al. 2008; Keller & Perrings 2010). Ein großes Heimatgebiet einer Art kann die Wahrscheinlichkeit der (Einführung und) Etablierung in neuen Gebieten erhöhen (Pyšek et al. 2009). Die Einführung einer großen Individuenzahl und mehrfache Einführungsereignisse einer exotischen Art können die Chance einer erfolgreichen Etablierung (und anschließenden Ausbreitung) vergrößern (*propagule pressure*; Kolar &

Lodge 2001; Lockwood et al. 2005). Kann eine eingeführte Art im neuen Gebiet überleben und sich außerhalb menschlicher Obhut oder Pflege erfolgreich reproduzieren (in Form einer oder mehrerer selbsterhaltender Populationen in der Wildnis), wird sie als „etabliert“ bezeichnet (zweites Stadium des Invasionsprozesses). Unter der gegenwärtigen Klimaveränderung können sich jedoch zunehmend exotische Arten in neuen Gebieten etablieren und ausbreiten (Dukes & Mooney 1999; Stachowicz et al. 2002; Walther et al. 2002, 2009; Holzapfel & Vinebrooke 2005; Hellmann et al. 2008; Burgiel & Muir 2010), in denen aufgrund ungeeigneter klimatischer Bedingungen bislang keine erfolgreiche Etablierung möglich war. Hohe Verbreitungsraten einer Art und eine optimale Anpassung an eine weite Verbreitung (z.B. menschlicher Kommensalismus; Ehrlich 1986; Lodge 1993) können die Chance der Ausbreitung im nicht-nativen Gebiet erhöhen. Nach beträchtlicher Ausbreitung vom ursprünglichen Einführungsort aus (dritte Stufe des Invasionsprozesses), wird die Art als „invasiv“ bezeichnet. Manche Forscher schließen weiterhin noch eine meist negative Auswirkung einer invasiven Art in die Definition als eine solche Art mit ein. Zwar existieren bereits zahlreiche Beispiele für invasive Arten mit verheerenden Konsequenzen (z.B. Mack et al 2000; Lodge et al. 2006; Burgiel & Muir 2010; Keller & Perrings 2010). Die Identifizierung von Auswirkungen gestaltet sich jedoch für einige Arten, beispielsweise aufgrund von Zeitverzögerungen (*time lags*) zwischen Ankunft und Ausbreitung oder der Unterschiedlichkeit an Auswirkungen, oftmals als schwierig bis unmöglich. Daher verzichten auch die meisten Forscher auf den Zustand der „Schädlichkeit“ in der Definition einer invasiven Art, wie auch die vorliegende Arbeit.

Erfolgreiche Invasionen repräsentieren interessante evolutionsökologische und invasionsbiologische „Freilandexperimente“ zur Identifizierung und Untersuchung von Schlüsseleigenschaften invasiver Arten und deren Effekte auf Interaktionen mit nativen Arten. Dies kann Anhaltspunkte für die Erklärung von Invasionen und das Management erfolgreicher Einwanderer sowie die Prognose und die Prävention zukünftiger Invasionen liefern. Zur Erklärung und Vorhersage biologischer Invasionen wurden bereits zahlreiche Hypothesen aufgestellt. Deren allgemeine Anwendbarkeit ist allerdings noch weitgehend unbekannt, da häufig Unterschiede zwischen taxonomischen Gruppen und Habitaten bestehen. Dies deutete ein Review über sechs führende Hypothesen zur Erklärung und Vorhersage von Invasionen bei terrestrischen und aquatischen Tier- und Pflanzenarten an (Jeschke et al. 2012). Zudem zeigte dieser Review, dass diejenigen Hypothesen, die Interaktionen zwischen exotischen Einwanderern mit ihrer neuen Umwelt (Ökosystem) betrachten (*invasional meltdown*, *novel weapons*, *enemy release*), bislang besser durch

empirische Beweise belegt sind als andere Hypothesen, die sich nur auf die Ökosysteme (*biotic resistance*, *island susceptibility*) oder die Einwanderer selbst (*tens rule*) konzentrieren. So können für den Invasionserfolg Faktoren des neuen Ökosystems (Invasibilität; *invasibility*; Elton 1958; Orians 1986; Lodge 1993; Sakai et al 2001; Shea & Chesson 2002; Richardson & Pyšek 2006; Theoharides & Dukes 2007), Merkmale der einwandernden Arten (Invasivität; *invasiveness*; Crawley 1986; Ehrlich 1986; Lodge 1993; Kolar & Lodge 2001; Sakai et al. 2001; Richardson & Pyšek 2006; Theoharides & Dukes 2007), Interaktionen mit nativen Arten (Lodge 1993; Sakai et al. 2001; Shea & Chesson 2002; Theoharides & Dukes 2007) als auch Synergien dieser Faktoren verantwortlich sein (Lodge 1993; Shea & Chesson 2002; Richardson & Pyšek 2006; Theoharides & Dukes 2007). Daher gelang bisher auch noch keine Identifizierung übereinstimmender Schlüsselfaktoren für den Invasionserfolg aller invasiven Arten. Einige Eigenschaften konnten jedoch für den Erfolg vieler Neobiota (vor allem Neophyten) bereits verantwortlich gemacht werden: zum Beispiel phänotypische Plastizität (Sexton et al. 2002; Parker et al. 2003; Bossdorf et al. 2005; Smith 2009; siehe Review: Daehler 2003), hohe Konkurrenzfähigkeit (Blossey & Nötzold 1995; Byers 2000; Baker & Levinton 2003; Vilà & Weiner 2004) und (breite oder hohe) Temperaturltoleranz (Pyšek et al. 2009; Walther et al. 2009; Zerebecki & Sorte 2011).

Diese Charakteristika einwandernder Arten können unter spezifischen biotischen (z.B. Prädation und Konkurrenz) und abiotischen (z.B. warmes Klima/Temperaturen) Umweltbedingungen in den neuen Ökosystemen eine Überlegenheit gegenüber residenten Arten fördern und eine erfolgreiche Invasion ermöglichen. Beispielsweise können überlegene konkurrierende native Arten oftmals eine erfolgreiche Etablierung eingeführter Arten verhindern. Hingegen kann eine kompetitive Überlegenheit der Einwanderer ihre Etablierung in neuen Gemeinschaften höchst wahrscheinlich fördern (Crawley 1986; Shea & Chesson 2002). Einige bisherige Studien machten bereits eine hohe Konkurrenzfähigkeit eingeführter exotischer Tier- und Pflanzenarten für deren Invasionserfolg verantwortlich (z.B. *evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis*; Blossey & Nötzold 1995; Byers 2000; Vilà & Weiner 2004). Beispielsweise fanden Baker & Levinton (2003), dass die in Nordamerika invasive Zebrauschel *Dreissena polymorpha* eine höhere Filtriereffizienz als konkurrierende nordamerikanische Muschelarten besitzt und machten diesen Konkurrenzunterschied für den beobachteten Abundanzrückgang der nativen Muschelarten verantwortlich. Ebenso könnte jedoch auch eine optimale (z.B. morphologische) Verteidigung eingeführter Arten gegen native Prädatoren eine wichtige Rolle für den Invasionserfolg spielen.

Invasionen und phänotypisch plastische Verteidigungen

Zur Verringerung ihres Mortalitätsrisikos verfügen viele Beuteorganismen im Tier- und Pflanzenreich über spezifische Verteidigungen gegen ihre Prädatoren. Diese Verteidigungen können die Morphologie, den Lebenszyklus (*life history*) und/oder das Verhalten der Beute betreffen. Insbesondere morphologische Verteidigungsstrukturen (z.B. Dornen, Helme usw.) sind bei Beuteorganismen weit verbreitet. Die Verteidigungen sind in der Regel konstitutiv ausgebildet, wenn eine starke und meist dauerhafte Bedrohung durch die Prädatoren besteht. Ein gut untersuchtes Beispiel morphologischer Verteidigungen ist die Zooplanktonart *Bythotrephes longimanus*. Durch ihre permanent lang ausgebildete Spina ist sie effektiv gegen Fischprädation geschützt, da diese ein Vermeidungsverhalten bei den vertebraten Prädatoren verursacht (Barnhisel 1991a; Barnhisel & Kerfoot 2004; Compton & Kerfoot 2004).

Neben konstitutiven phänotypisch (und somit genetisch) fixierten Verteidigungen können Verteidigungen bei Beuteorganismen auch induzierbar, d.h. phänotypisch plastisch sein. Phänotypische Plastizität wird als Fähigkeit eines Organismus (Genotyp) bezeichnet als Reaktion auf variable Umwelten unterschiedliche Merkmalsausprägungen (Phänotypen) zu zeigen (Pigliucci 2001). Dieses im Tier- und Pflanzenreich in aquatischen und terrestrischen Systemen weit verbreitete Phänomen kann sich als Veränderungen der Morphologie, der *life history*, der Physiologie und/oder des Verhaltens äußern (siehe Reviews: Kats & Dill 1998; Tollrian & Harvell 1999; Agrawal 2001; Lass & Spaak 2003; West-Eberhard 2003; DeWitt & Scheiner 2004; Whitman & Agrawal 2009). Viele Studien konnten bereits zeigen, dass phänotypische Plastizität Interaktionen zwischen Individuen und ihrer abiotischen (z.B. Klima, Temperatur und Licht) als auch biotischen (z.B. Prädation und Konkurrenz) Umwelt bei einer Vielzahl von Taxa beeinflusst (Kats & Dill 1998; Tollrian & Harvell 1999; Agrawal 2001; Lass & Spaak 2003; West-Eberhard 2003; DeWitt & Scheiner 2004; Miner et al. 2005; Whitman & Agrawal 2009). Demzufolge spielt phänotypische Plastizität eingeführter exotischer Arten sehr wahrscheinlich auch eine wichtige Rolle für deren Invasivität in neuen Habitaten (Agrawal 2001; Daehler 2003; Parker et al. 2003; Richardson & Pyšek 2006; Theoharides & Dukes 2007; Smith 2009), da sie schnelle und adäquate Anpassungen an diese neuen Umwelten ermöglichen kann (Miner et al. 2005; Strayer et al. 2006). Phänotypische Plastizität kann den Invasionserfolg nicht-nativer Arten fördern, und einige Studien konnten bereits invasive Tier- und Pflanzenarten mit einer größeren phänotypischen Plastizität in ihrer Morphologie, Physiologie oder *life history* im Vergleich zu indigenen Arten identifizieren (Sexton et al. 2002; Parker et al. 2003; Bossdorf et al. 2005; siehe Review: Daehler 2003).

Konkurrenz mit nativen Arten oder Prädation durch native Arten können die erfolgreiche Einwanderung eingeführter Arten in neuen Ökosystemen (z.B. in Gemeinschaften mit hoher Biodiversität) oftmals verhindern (z.B. *biotic resistance hypothesis*; Elton 1958; Maron & Vilà 2001; Shea & Chesson 2002). Resistenz gegen Prädation oder ein verringerter Feinddruck aufgrund der Abwesenheit oder dem geringeren Vorhandensein natürlicher Feinde (z.B. Prädatoren, Pathogene und Parasiten) im exotischen verglichen mit dem heimischen Gebiet kann für den Invasionserfolg eingeführter Arten ebenfalls bedeutsam sein (z.B. *enemy release hypothesis*; Crawley 1986; Shea & Chesson 2002; Maron & Vilà 2001; Keane & Crawley 2002; Colautti et al. 2004). Beispielsweise könnte phänotypische Plastizität in Verteidigungsmerkmalen (z.B. morphologische Plastizität) invasiven Arten ermöglichen, ihr Mortalitätsrisiko durch native Prädatoren effektiv zu senken. Induzierbare Verteidigungen sind vorteilhafte Antiräuberstrategien (Harvell 1990; Tollrian & Harvell 1999), die bei Beuteorganismen als Reaktion auf die Anwesenheit ihrer Prädatoren zur Mortalitätsverringerung ausgebildet werden, in deren Abwesenheit (z.B. zur Einsparung möglicher Kosten der Verteidigung) jedoch nicht gebildet werden. Induzierbare (z.B. morphologische) Verteidigungen bieten einen Fraßschutz gegen verschiedenste Prädatoren, indem sie beispielsweise ein Aversionsverhalten bei den Räubern hervorrufen oder ein Entkommen der Beute erleichtern können (Jacobs 1967; Kolar & Wahl 1998; Tollrian & Dodson 1999; Tollrian & Harvell 1999). Bei vielen Beuteorganismen werden durch direkten Kontakt mit ihren Räubern oder allein schon durch die Anwesenheit der von ihren Prädatoren abgegebenen chemischen Signalstoffe (Räuberkaïromone), die im Signalübertragungskontext nur für den empfangenden Organismus (Beute) vorteilhaft sind (Dicke & Sabelis 1988), derartige Verteidigungen induziert.

Bei Daphnienarten (Wasserfloharten) zeigen diese von ihren spezifischen invertebraten (z.B. *Chaoborus* Larven) oder vertebraten (z.B. Fische) Prädatoren abgegebenen, wasserlöslichen Signalstoffe (*Chaoborus* Kairomon, Tollrian & von Elert 1994; Fischkairomon, von Elert & Pohnert 2000; Pohnert et al. 2007) deren Anwesenheit und das von ihnen ausgehende Prädationsrisiko an und induzieren die spezifische Verteidigung (Harvell 1990; Tollrian & Dodson 1999). Auf die Anwesenheit ihrer meist invertebraten Prädatoren (z.B. *Chaoborus* Larven, *Leptodora* und Copepoden) oder deren abgegebene Kairomone reagieren die Juvenilstadien vieler Daphnienarten mit der Bildung oftmals sperriger morphologischer Verteidigungsstrukturen (z.B. Helm, Spina oder Nackenzähne) und/oder einer *life history* Veränderung (z.B. Vergrößerung der Körperlänge) (Dodson 1989; Stibor & Lüning 1994; Tollrian & Dodson 1999), um aus dem Größenspektrum dieser auf mittleres bis kleines

Zooplankton spezialisierten invertebraten Prädatoren zu fallen, Schwierigkeiten beim Fang, der Handhabung oder dem Konsum bei diesen größenabhängigen (Fangapparat-limitierten) Räubern zu verursachen oder nach einem Fang leichter entkommen zu können (Dodson 1974; Zaret 1980; Pastorok 1981; Tollrian 1995; Tollrian & Dodson 1999; Laforsch & Tollrian 2004). Hingegen sind vor allem die Adultstadien vieler Daphnienarten einem hohen Mortalitätsrisiko durch vertebrale Prädatoren (hauptsächlich planktivore Fische) ausgesetzt. Da Fische optisch orientierte Prädatoren sind, bevorzugen sie eher größeres und gut sichtbares Zooplankton (Brooks & Dodson 1965; Werner & Hall 1974; O'Brien et al. 1976; Zaret 1980). Die Bildung sperriger morphologischer Verteidigungsstrukturen (z.B. Helm und Spina) und/oder die Anpassung des Lebenszyklus (z.B. Verkleinerung der Körperlänge) bei den Beutedaphnien kann zur Verringerung des Prädationsrisikos durch Fische vorteilhaft sein (Dodson 1989; Stibor 1992; Stibor & Lüning 1994; Tollrian & Dodson 1999), um für die visuell jagenden Prädatoren schlechter erkennbar und sichtbar zu sein, Schwierigkeiten beim Fang, der Handhabung oder dem Konsum (insbesondere bei Maulspalten-limitierten Jungfischen) zu verursachen oder ein Vermeidungsverhalten bei diesen hervorzurufen (Brooks & Dodson 1965; Werner & Hall 1974; O'Brien et al. 1976; Zaret 1980; Swaffar & O'Brien 1996; Kolar & Wahl 1998; Tollrian & Dodson 1999). Die Vergrößerung der Gesamtkörperlänge bietet eine Möglichkeit, um aus dem Beutespektrum dieser vertebreten Prädatoren zu fallen. Beispielsweise konnte Jacobs (1967) feststellen, dass der behelmte Phänotyp von *Daphnia galeata mendotae* Fischprädation durch Guppys (*Poecilia reticulata*) besser überlebte als der unbehelmte Morph gleicher Körpergröße.

Eingeführte Arten mit einer induzierbaren morphologischen Verteidigung gegen spezifische native vertebrale oder invertebrate Prädatoren könnten gegenüber unverteidigten oder weniger effektiv verteidigten nativen Konkurrenten einen Prädationsvorteil erlangen und daher invasiv werden. Neben biotischen Umweltfaktoren (z.B. Prädation und Konkurrenz) können auch abiotische Umweltfaktoren (z.B. Klima, Temperatur, Nahrungsressourcen, Licht) der neuen Ökosysteme für eine erfolgreiche Etablierung eingeführter Arten ausschlaggebend sein. Eine optimale Anpassung an spezifische abiotische Umweltbedingungen (z.B. hohe Temperaturen) könnte bei Einwanderern einen Vorteil gegenüber nativen Arten bedingen, der zu ihrer erfolgreichen Etablierung beitragen kann.

Invasionen und Temperaturtoleranz

Die gegenwärtige anthropogen verursachte Klimaveränderung (IPCC 2007) hat bereits und wird weiterhin die globale Biodiversität substanziell verändern, indem sie die Verbreitung von Arten, Interaktionen zwischen Arten, deren Auswirkungen und Ökosystemprozesse verändert (Sala et al. 2000; Walther et al. 2002, 2009; Parmesan 2006; Hellmann et al. 2008; Rahel & Olden 2008; Burgiel & Muir 2010). Auf die Klimaveränderung (Erwärmung) reagieren viele mit der Verschiebung ihrer Verbreitungsgebiete in Richtung der Pole oder in größere Höhen (z.B. Parmesan et al. 1999; Parmesan & Yohe 2003; Parmesan 2006). Diese Arten sind auf natürliche Weise in diese neuen Gebiete vorgedrungen, ohne eine geographische Ausbreitungsbarriere mittels menschlicher Hilfe überwunden zu haben (gemäß der typischen Definition einer invasiven Art). Mit der Klimaveränderung verschwimmen somit zunehmend bestehende Definitionen zwischen nativen und invasiven Arten. Angesichts der Klimaveränderung scheint daher eine Neudefinition einer invasiven Art dringend erforderlich (Hellmann et al. 2008; Rahel & Olden 2008; Walther et al. 2009; Burgiel & Muir 2010).

Insbesondere die Temperatur beeinflusst nahezu alle Parameter wie das Überleben, das Wachstum und die Reproduktion von Organismen (z.B. Moore et al. 1996). Die Toleranz eines breiten Spektrums an Klimata im Heimatgebiet (klimatische Toleranz; Pyšek et al. 2009; Walther et al. 2009) und klimatische/Umwelt-Ähnlichkeiten zwischen nativem und neuem Gebiet können die Chance einer erfolgreichen Etablierung und Ausbreitung einer eingeführten Art in nicht-nativen Gebieten erhöhen (*climate/environmental matching*; Lodge 1993; Shea & Chesson 2002; Pyšek et al. 2009). Unter der gegenwärtigen Klimaerwärmung können Invasionen exotischer Arten in neue Gebiete begünstigt werden (Dukes & Mooney 1999; Stachowicz et al. 2002; Walther et al. 2002, 2009; Hellmann et al. 2008; Burgiel & Muir 2010), in denen die Arten aufgrund von klimatischen/Temperaturbeschränkungen bislang nicht überleben und sich nicht reproduzieren konnten. Durch die Klimaerwärmung können native Arten potentiell verstärktem Temperaturstress (z.B. Erreichen des Temperaturtoleranzlimits) ausgesetzt sein (Moore et al. 1996; Dukes & Mooney 1999; Holzapfel & Vinebrooke 2005; Zerebecki & Sorte 2011) und damit schlechter an ihre lokalen Umwelten angepasst sein. In der Folge können sich Interaktionen (z.B. Konkurrenz) mit exotischen Einwanderern verändern. Invasive Arten haben oftmals breite oder hohe klimatische/Temperaturtoleranzen (Pyšek et al. 2009; Walther et al. 2009; Zerebecki & Sorte 2011), die eine effektive Konkurrenz mit nativen Arten ermöglichen können (Dukes &

Mooney 1999; Sakai et al. 2001; Shea & Chesson 2002; Burgiel & Muir 2010). Mittels einer „Voranpassung“ an warme Temperaturen (z.B. hohe Temperaturleranz) könnten aus wärmeren Habitaten stammende Arten gegenüber konkurrierenden nativen Arten bei warmen Temperaturbedingungen einen Vorteil erlangen, der ihren Invasionserfolg fördern kann (Dukes & Mooney 1999; Stachowicz et al. 2002; Walther et al. 2002, 2009; Holzapfel & Vinebrooke 2005; Zerebecki & Sorte 2011).

Neben der Klimaveränderung verändern invasive Arten, insbesondere im Süßwasser, oftmals drastisch die Ökosysteme und die globale Biodiversität (Millennium Ecosystem Assessment 2005), indem sie beispielsweise Interaktionen zwischen Arten und Populationsdichten nativer Arten negativ beeinträchtigen. So hat der bewusst in den Lake Victoria (Afrika) eingeführte Nilbarsch *Lates niloticus* das heimische Nahrungsnetz erheblich gestört und verursachte die Extinktion zahlreicher endemischer Fischarten wie beispielsweise der *Cichliden* (z.B. Baskin 1992). Die in den 1980er Jahren unbeabsichtigt mit dem Ballastwasser von Schiffen in die nordamerikanischen Laurentian Great Lakes eingeführte, invasive Zebramuschel *Dreissena polymorpha* hat native nordamerikanische Muschelarten verdrängt (z.B. Schloesser et al. 1996). Ebenso hat die vermutlich auch in den 1980er Jahren mit Schiffsballastwasser in die Great Lakes eingeführte räuberische Cladocere *Bythotrephes longimanus* (Lehman 1987) nach ihrer Invasion in Nordamerika und Kanada die Abundanz und den Artenreichtum nativer Zooplanktonarten enorm reduziert (Lehman & Cáceres 1993; Yan & Pawson 1997; Yan et al. 2002). Obwohl aquatische Ökosysteme, insbesondere Süßwasser-Ökosysteme, nach Insel-Ökosystemen am anfälligsten für Biodiversitätsverlust und Ökosystemveränderungen durch invasive Arten sind (Millennium Ecosystem Assessment 2005), sind die Parameter phänotypische Plastizität, hohe Konkurrenzfähigkeit und Temperaturleranz als invasive Charakteristika für den Erfolg von aquatischen Neozoen bisher nur unzureichend belegt (Byers 2000; Walther et al. 2002, 2009; Baker & Levinton 2003; Smith 2009; Zerebecki & Sorte 2011).

Aufgrund ihrer zentralen Stellung als Nahrungsressourcen für vertebrate und invertebrate Prädatoren sowie wichtige Filtrierer von Phytoplankton in limnischen Nahrungsnetzen repräsentieren erfolgreiche invasive Zooplanktonarten hervorragende Studienobjekte zur Untersuchung von Schlüsselfaktoren für ihren Invasionserfolg und deren Effekte auf Interaktionen (z.B. Konkurrenz und Prädation) mit nativen Arten.

Das Studienobjekt: Die erfolgreiche Invasion von *Daphnia lumholtzi* Sars 1885 in Nordamerika

Zur Untersuchung potentieller Schlüsselfaktoren für ihren Invasionserfolg in Nordamerika eignet sich die limnische *Daphnia lumholtzi* Sars 1885 hervorragend als Studienobjekt, da diese Daphnienart erfolgreich in nordamerikanische Süßwasser eingewandert ist. In aquatischen Systemen führen hypothetisch folgende Attribute zum Invasionserfolg: beispielsweise eine großes Heimatgebiet, hohe Abundanz und weite Verbreitung im Heimatgebiet, große Umwelttoleranz, phänotypische Plastizität, (hohe) genetische Variabilität, asexuelle Reproduktion (Parthenogenese), kurze Generationszeiten, schnelles Wachstum, frühe Maturität, hohe Reproduktionskapazität, hohe Verbreitungsraten, Assoziation mit Menschen/menschlicher Kommensale sowie ein umfassendes Nahrungsspektrum (basierend auf Ehrlich 1986; Lodge 1993; Kolar & Lodge 2001). Diese Annahmen können zumindest als Grundlage zur Erklärung erfolgreicher Invasionen dienen. Die invasive *Daphnia lumholtzi* verfügt über alle diese Attribute, die sie als potentiellen Einwanderer geradezu prädestinieren.

Die exotische Cladocere stellt jedoch hinsichtlich ihrer anfänglichen Route der Einführung nach Nordamerika, der Geschwindigkeit der sekundären Ausbreitung und der eingewanderten geographischen und klimatischen/Temperaturbereiche einen besonderen Fall einer Zooplanktoninvasion dar. Die in tropischen bis subtropischen Gebieten Afrikas, Asiens und Australiens beheimatete und dort weit verbreitete Cladocere *Daphnia lumholtzi* (Benzie 1988, 2005) wurde erstmals 1990 in Nordamerika in zwei südlichen Reservoirn (Fairfield Reservoir in Texas und Stockton Lake in Missouri) gefunden (Sorensen & Sterner 1992; Havel & Hebert 1993). Innerhalb nur weniger Jahre hat sich die exotische Daphnienart weiter ostwärts, nordwärts bis hoch zu den Laurentian Great Lakes und westwärts bis nach Kalifornien über viele weitere Staaten der USA ausgebreitet. Heutzutage ist die invasive *Daphnia lumholtzi* in diversen Habitaten wie natürlichen Seen, Reservoirn, Sumpfgebieten und Flüssen und unterschiedlichen klimatischen/Temperaturregionen über den gesamten nordamerikanischen Kontinent zu finden (Havel & Shurin 2004; Havel & Medley 2006; Abb. 1). Als wahrscheinlichstes, wohl unbeabsichtigtes Einführungsszenario von *Daphnia lumholtzi* (z.B. in Form ihrer Dauerstadien; Dauereier) gilt der kommerzielle Besatz südlicher Reservoirn (z.B. Fairfield Reservoir in Texas) mit exotischen Fischarten, wie beispielsweise dem Nilbarsch *Lates niloticus* aus dem Lake Victoria (Afrika) bereits 1983 (Sorensen & Sterner 1992; Havel & Hebert 1993). Die genaue Herkunft der nordamerikanischen *Daphnia*

lumholtzi Populationen ist noch nicht gänzlich geklärt. Genetische Untersuchungen (Allozyme, mitochondriale DNA und Mikrosatelliten-Marker) ergaben eine enge Verbindung (genetische Ähnlichkeiten) zwischen nordamerikanischen *Daphnia lumholtzi* Populationen mit Populationen aus Afrika und Asien, hingegen nicht mit australischen Populationen. Eine Ausgrenzung von Afrika oder Asien als geographischen Ursprung von Quellpopulationen (*source populations*) gelang bisher allerdings noch nicht (Havel & Hebert 1993; Havel et al. 2000; Frisch et al. 2013). Als Vektor für die anschließende sehr rasche Ausbreitung von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika werden hauptsächlich Freizeitboote vermutet (Dzialowski et al. 2000; Havel & Stelzl-Schwent 2000).

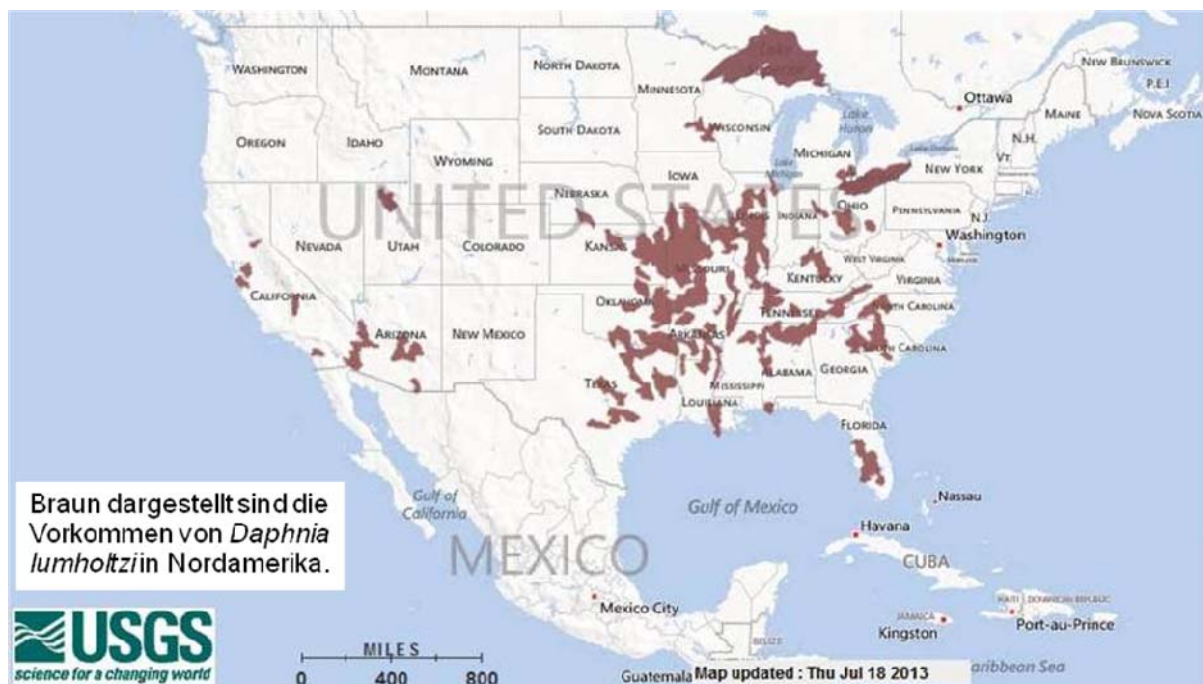


Abb. 1: Aktuelle Verbreitung der invasiven *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika. Modifiziert nach U.S. Geological Survey (2013).

Es stellt sich die wichtige Frage nach den kausalen Faktoren für die erfolgreiche Invasion von *Daphnia lumholtzi*. Morphologische Besonderheiten der invasiven Art könnten dabei eine entscheidende Rolle spielen. *Daphnia lumholtzi* ist eine relativ große Daphnienart mit einem beeindruckenden spitzen Helm, einer langen bedornen Spina und lateralen spitzen Fornices an der Helmbasis (Benzie 1988, 2005; Havel & Hebert 1993). Durch diese extremen Dornen (Helm und Spina) unterscheidet sich *Daphnia lumholtzi* eindeutig von nativen nordamerikanischen Daphnienarten (Havel & Hebert 1993). Neben dieser permanent behelmt Form tritt *Daphnia lumholtzi* auch in einer unbehelmt Form auf (Green 1967), die zunächst für Unterarten gehalten wurden. Weitere Studien zeigten, dass es sich bei den

beiden unterschiedlichen Morphen um eine Art handelt. Unbehelmte Individuen von *Daphnia lumholtzi* können ihren Phänotyp durch die Anwesenheit von Fischen verändern. In Anwesenheit von Fischen oder deren abgegebene chemische Substanzen (Fischkairomone) verkleinert *Daphnia lumholtzi* ihre gut sichtbaren Körperteile (Körperlänge), bildet im Gegenzug ihren langen transparenten Helm aus und verlängert ihre Spina. Diese morphologisch (phänotypisch) plastischen Merkmale von *Daphnia lumholtzi* sind durch Fischkairomone (Tollrian 1994; Dzialowski et al. 2003; Laforsch et al. 2006; Abb. 2) oder hohe Temperaturen induzierbar (Yurista 2000). Eine Induktion maximaler Helm- und Spinalängen, wie sie in der Natur auftreten, gelang im Labor allerdings noch nicht. Im Freiland kann die Gesamtlänge (inklusive Helm und Spina) von *Daphnia lumholtzi* über 5 mm betragen, wobei die Körperlänge meist kleiner als 1,8 mm ist (Sorensen & Sterner 1992). In ihren Heimatgebieten (Afrika und Asien) koexistiert die relativ große Cladocere mit planktivoren Fischen (Green 1967; Swar & Fernando 1979). Green (1967) fand im Lake Albert (Afrika) zwei verschiedene Phänotypen von *Daphnia lumholtzi*. Populationen unbehelmter Morphen von *Daphnia lumholtzi* dominierten hauptsächlich im Pelagial (Freiwasserzone) bei niedriger planktivorer Fischdichte. Im Litoral (ufernahe Zone) mit hoher Fischdichte kamen hingegen vor allem Populationen behelmtter *Daphnia lumholtzi* vor. In den Fischmägen von *Alestes baremose* fand Green (1967) ausschließlich unbehelmte *Daphnia lumholtzi* und folgerte, dass die Helme einen Schutz gegen Fischprädation bieten. In den nordamerikanischen Gewässern korreliert das saisonale Auftreten von *Daphnia lumholtzi* mit der Abundanz nativer Jungfische (Lemke et al. 2003) und deren höchstem Prädationsdruck innerhalb des Jahres (Work & Gophen 1995; Kolar et al. 1997; Lienesch & Gophen 2001). Die Länge von Helm und Spina bei *Daphnia lumholtzi* variiert saisonal je nach vorherrschendem Prädationsdruck durch native Fische (Sorensen & Sterner 1992; Work & Gophen 1995; Kolar et al. 1997). Diese Beobachtungen bedingten die Annahme, dass die morphologischen Strukturen von *Daphnia lumholtzi* als Verteidigungen gegen diese vertebraten Prädatoren dienen (z.B. Kolar et al. 1997). Einige Studien konnten bereits zeigen, dass die Dornen von *Daphnia lumholtzi* für Jungfische (*Lepomis macrochirus*) Schwierigkeiten beim Fang und der Handhabung (*handling*) bereiten und in der Folge den vermehrten Konsum von Alternativbeutedaphnien bedingen können (Swaffar & O'Brien 1996; Kolar & Wahl 1998). So konnten zwar einige bisherige Studien zu einem Vorteil von Helm und Spina bei *Daphnia lumholtzi* bereits geringere Mortalitätsraten im Vergleich zu nativen Daphnienarten unter Fischprädation zeigen. Jedoch wurde dabei entweder nur die Nahrungsselektivität von unterschiedlichen Fischarten bezüglich *Daphnia lumholtzi* im

Freiland untersucht (Kolar & Wahl 1998; Lienesch & Gophen 2001, 2005; Lemke et al. 2003) oder die invasive Daphnienart wurde mit einer anderen, in mehreren Merkmalen (z.B. Morphologie) differierenden nativen Daphnienart (z.B. *Daphnia magna*, *Daphnia pulex*) in Fischpräda­tionsexperimenten im Labor verglichen (Swaffar & O'Brien 1996; Kolar & Wahl 1998; Metzke & Pederson 2006). Ein Schutzeffekt der morphologischen Merkmale von *Daphnia lumholtzi* ist bisher noch nicht direkt nachgewiesen worden.

In einigen nordamerikanischen Gewässern wurde die invasive *Daphnia lumholtzi* auch in Koexistenz mit *Chaoborus* Larven gefunden (Sorensen & Sterner 1992; Çelik et al. 2002; Williams & Pederson 2004). Die Dornen von *Daphnia lumholtzi* könnten daher auch einen Schutz gegen invertebrate Prädatoren darstellen. Eine bisherige Studie konnte zeigen, dass morphologische und *life history* Veränderungen bei *Daphnia lumholtzi* durch *Chaoborus* Kairomone induzierbar sind (Dzialowski et al. 2003). Swaffar & O'Brien (1996) vermuteten, dass *Chaoborus punctipennis* Larven nicht in der Lage sind, *Daphnia lumholtzi* mit einer Gesamtlänge über 2 mm zu konsumieren. Der Nachweis eines Schutzeffekts der Dornen von *Daphnia lumholtzi* gegen die Präda­tion durch *Chaoborus* Larven steht bislang noch aus.

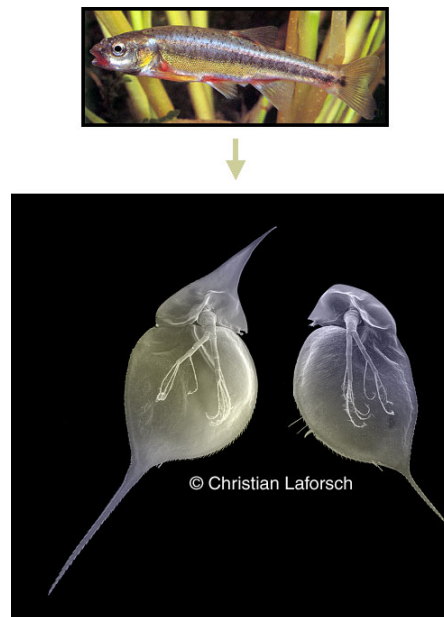


Abb. 2: Morphologische Plastizität bei *Daphnia lumholtzi*. Die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme zeigt eine durch Fischkairomone induzierte (links) und eine nicht induzierte Morphe (Kontrolltier; rechts) des gleichen Klon von *Daphnia lumholtzi* (Foto: Christian Laforsch).

Die morphologische Verteidigung (Helm und Spina) gegen native Fische (und potentiell auch gegen invertebrate Prädatoren) könnte *Daphnia lumholtzi* einen Vorteil gegenüber nativen

Zooplanktonarten bringen. Swaffar & O'Brien (1996) vermuteten, dass die nativen Prädatoren aufgrund von Schwierigkeiten beim Fraß von *Daphnia lumholtzi* stattdessen selektiv natives Zooplankton konsumieren könnten und *Daphnia lumholtzi* dadurch einen Vorteil verschaffen könnten. Eine massive Beeinflussung der nativen limnischen Gemeinschaftsstruktur könnte die Folge sein. Obwohl bereits Anhaltspunkte für negative Auswirkungen auf einige nordamerikanische Zooplanktonpopulationen durch *Daphnia lumholtzi* existieren (Kolar et al. 1997; Dzialowski et al. 2000), besteht diesbezüglich noch Forschungsbedarf. Kolar et al. (1997) stellten nach der Invasion von *Daphnia lumholtzi* im Lake Springfield (Illinois) einen dramatischen Abundanzrückgang nativer Cladocerenarten im Frühjahrszooplankton fest. Für diese beobachtete Veränderung schlossen sie eine direkte Konkurrenz mit nativem Zooplankton im Frühjahr aus, da *Daphnia lumholtzi* nicht vor dem Sommer auftritt. Die Forscher schlugen stattdessen zwei indirekte Mechanismen vor, durch die die Anwesenheit von *Daphnia lumholtzi* eine Abnahme der Anzahl überwinternder Adulttiere nativer Cladocerenarten bedingt haben könnte: Einerseits eine Spätsommerkonkurrenz mit *Daphnia lumholtzi* und andererseits eine selektive Vermeidung von *Daphnia lumholtzi* durch Fischprädatoren (Kolar et al. 1997). Fast alle bisherigen Studien stammen aus dem Freiland. Dort beeinflussen viele unterschiedliche biotische und abiotische Faktoren die Zusammensetzung der Zooplanktongemeinschaften. Folglich konnten diese Fragen bislang noch nicht hinreichend geklärt werden.

Allein die Tatsache, dass *Daphnia lumholtzi* als einzige Daphnienart auf die Anwesenheit von Fischen oder deren abgegebene Fischkairomone mit einer Helmbildung reagiert (Tollrian 1994; Tollrian & Dodson 1999), könnte ihr einen Vorteil bei der Invasion gebracht haben. Die bei *Daphnia lumholtzi* gefundene breite genetische Variabilität (Genotypvariabilität) könnte ihre erfolgreiche Etablierung und weite Ausbreitung in Nordamerika möglicherweise erklären. Eine hoch plastische Art besitzt potentiell die Möglichkeit neue Habitate zu erobern, da sie sich schnell und adäquat an neue Umweltbedingungen und Ökosystemeigenschaften anpassen kann. Neben permanent stark morphologisch verteidigten Klonen von *Daphnia lumholtzi* mit prominentem Helm und langer Spina (z.B. in dieser Arbeit verwendeter Klon aus dem Canyon Lake in Arizona; AR Klon) existieren auch induzierbare morphologisch (phänotypisch) plastische *Daphnia lumholtzi* Klone (z.B. in dieser Arbeit verwendete Klone aus dem Fairfield Reservoir in Texas (TE Klon) und dem Atchafalaya River Basin in Louisiana (LA1 Klon)), bei denen Helm und Spina durch Fische oder deren abgegebene Kairomone induzierbar sind (Tollrian 1994; Laforsch et al. 2006; Abb. 2). Die permanenten und induzierten morphologischen Verteidigungen gegen Fische könnten für die invasive

Daphnia lumholtzi gegenüber konkurrierenden nativen nordamerikanischen Daphnienarten einen Selektionsvorteil unter Fischprädation bedeuten. Ein permanent morphologisch verteidigter *Daphnia lumholtzi* Klon sollte dabei gegenüber durch Räuberkaïromone induzierte *Daphnia lumholtzi* Klonen einen Vorteil haben. Ansonsten wäre die genetische Fixierung seiner Merkmalsausprägung nicht unbedingt vorteilhaft. Diese Fragen sind bisher jedoch noch ungeklärt.

Abgesehen von diesen biotischen Faktoren (z.B. Prädation und Konkurrenz) können auch abiotische Faktoren (z.B. Temperatur, Salinität, Nährstoffe) der eingewanderten Ökosysteme für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* ausschlaggebend sein. Daher untersuchten beispielsweise bisherige Studien unterschiedliche limnologische (unter anderem morphometrische und physikalisch-chemische) Charakteristika wie die Größe (Oberfläche) der eingewanderten Gewässer (Havel et al. 1995; Dzialowski et al. 2000; Havel et al. 2002), die Leitfähigkeit/Salinität (Havel et al. 1995; Work & Gophen 1995, 1999a; Frisch & Weider 2010), den Nährstoffgehalt/die Nahrungsressourcen (Havel et al. 1995; Dzialowski et al. 2000; Havens et al. 2000; Work & Gophen 1995, 1999a; Pattinson et al. 2003; Havel & Graham 2006; Soeken-Gittinger et al. 2009) und die Wassertemperatur (Havel et al. 1995, 2002; Work & Gophen 1995, 1999a; Kolar et al. 1997; East et al. 1999; Havens et al. 2000; Lennon et al. 2001; Havel & Graham 2006; Soeken-Gittinger et al. 2009; Frisch & Weider 2010).

Insbesondere die klimatischen/Temperaturbedingungen können eine entscheidende Rolle für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* spielen. Die klimatischen/Temperaturbedingungen in den südlichen Staaten der USA ähneln denjenigen in der (sub-) tropischen Heimat von *Daphnia lumholtzi*, wo sie normalerweise bei Temperaturen zwischen 25 und 29°C (bis zu 31°C) gefunden wird (Green 1967). Daher findet die exotische Daphnienart vermutlich optimale Umweltbedingungen für eine erfolgreiche Etablierung im neuen Gebiet vor. Aus diesem Grund untersuchte auch die Mehrzahl der bisherigen Studien eine Korrelation der saisonalen Abundanz von *Daphnia lumholtzi* mit der Wassertemperatur. Die invasive *Daphnia lumholtzi* tritt typischerweise erst im Spätfrühjahr/Frühsummer mit steigenden Temperaturen in den nordamerikanischen Gewässern auf. Warme Sommertemperaturen korrespondieren mit ihren Populationspeaks und gleichzeitigen Populationsrückgängen nativer Zooplanktonarten. Im Spätherbst bei sinkenden Temperaturen weist *Daphnia lumholtzi* geringere Populationsdichten auf und wird rar (z.B. in südlichen Staaten der USA wie Florida und Texas) oder verschwindet ganz aus der Wassersäule (z.B. in Missouri; Dauereiüberwinterung) im Winter. In dieser Zeit (Spätherbst bis Frühjahr) weisen

die Populationen nativer Zooplanktonarten ihre Abundanzpeaks auf (Sorensen & Sterner 1992; Havel et al. 1995; Work & Gophen 1995, 1999a; Kolar et al. 1997; East et al. 1999; Havens et al. 2000; Lennon et al. 2001; Havel & Graham 2006; Frisch & Weider 2010). Diese scheinbar komplementären Populationsdynamiken bedingten die Annahme, dass *Daphnia lumholtzi* möglicherweise – mittels einer hohen Temperaturtoleranz aufgrund ihrer (sub-) tropischen Herkunft – eine „freie“ oder durch native Zooplanktonarten unterbesetzte thermische Nische im Sommer füllt (East et al. 1999; Work & Gophen 1999b; Havens et al. 2000; Lennon et al. 2001) und folglich kaum Konkurrenzeinfluss auf native Zooplanktonarten ausübt. Einige bisherige Studien konnten zeigen, dass *Daphnia lumholtzi* Temperaturen von 5 bis 30°C toleriert und ein hohes Temperaturoptimum zwischen 20 und 30°C besitzt (Work & Gophen 1999b; Havens et al. 2000; Lennon et al. 2001) sowie klonale Unterschiede in der Temperaturtoleranz aufweist (Frisch & Weider 2010). Eine „Vor Anpassung“ an warme Temperaturen (z.B. hohe Temperaturtoleranz) könnte für *Daphnia lumholtzi* gegenüber nativen Daphnienarten einen Konkurrenzvorteil unter warmen Sommertemperaturen bedingen, wie Kolar et al. (1997) bereits vermuteten. Die im Freiland beobachtete kurze saisonale Überschneidung mit nativem Zooplankton resultierte jedoch in einer deutlichen Unterschätzung kompetitiver Effekte mit der invasiven Daphnienart (Work & Gophen 1999a), die daher bislang kaum untersucht wurden. Lennon et al. (2001) schlossen zwar aus ihren *life table* Experimenten, dass *Daphnia lumholtzi* eine ähnliche intrinsische Wachstumsrate wie native Daphnienarten zwischen 20 und 25°C aufweist, jedoch bei Temperaturen über 25°C einige native Arten auskonkurrieren könnte. Die Forscher testeten diese Annahme allerdings nicht in direkter Konkurrenz der Daphnienarten. Die Untersuchung in direkter Konkurrenz ist jedoch unabdingbar, um eine mögliche gegenseitige Beeinflussung dieser Daphnienarten und ihre Auswirkungen analysieren zu können. Eine bisherige Studie untersuchte in Freiland-Enclosures die invasive *Daphnia lumholtzi* in Konkurrenz mit einer nativen nordamerikanischen Daphnienart in Prädatorabwesenheit. Diese Untersuchung deutete jedoch nur geringe Konkurrenzeffekte zwischen *Daphnia lumholtzi* und der nativen *Daphnia parvula* im Spätsommer und Herbst an (Johnson & Havel 2001). Die zugrundeliegenden Konkurrenzeffekte konnten nicht geklärt werden. Der Einfluss der Temperatur auf die Konkurrenzstärke von *Daphnia lumholtzi* und nativen Daphnienarten ist folglich noch unzureichend erforscht. Aktuelle experimentelle Studien deuten an, dass Konkurrenzinteraktionen mit nativem Zooplankton für eine erfolgreiche Etablierung von *Daphnia lumholtzi* bedeutsam sein können (Dzialowski et al. 2007; Dzialowski & Smith 2008; Wang et al. 2009; Dzialowski 2010; Fey & Cottingham 2011, 2012; Wittmann et al.

2013). Im Hinblick auf die Klimaerwärmung könnte eine hohe Temperaturtoleranz bei *Daphnia lumholtzi* eine Schlüssel- oder Voranpassung für ihren Etablierungs- und raschen Ausbreitungserfolg in Nordamerika darstellen.

Zusammenfassend lieferten die bisherigen Studien noch keine eindeutigen Erkenntnisse zu kausalen Faktoren für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika. Im Freiland wurde zwar eine Korrelation des Auftretens von *Daphnia lumholtzi* mit höheren Temperaturen gefunden, die allerdings auch indirekt über das Auftreten nativer Prädatoren (z.B. Jungfische) wirken könnte. Als mögliche Gründe für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika wurde einerseits oftmals eine Toleranz warmer Sommertemperaturen (hohe Temperaturtoleranz) mittels ihrer (sub-) tropischen Herkunft diskutiert. Andererseits wurde eine Resistenz gegen Fischprädation aufgrund ihrer morphologischen Verteidigungen (Helm und Spina) vermutet. Die Tatsache, dass *Daphnia lumholtzi* als einzige Daphnienart auf die Anwesenheit von Fischen (oder deren freigesetzte Kaiomone) mit der Bildung markanter morphologischer Strukturen (prominenter Helm und lange Spina) reagieren kann, könnte eine wichtige Schlüsselanpassung für ihren Invasionserfolg repräsentieren. Diese Faktoren könnten *Daphnia lumholtzi* alleine oder im Zusammenspiel gegenüber nativen Daphnienarten einen Vorteil bringen und ihre Invasion in Nordamerika begünstigt haben.

Ziele dieser Studie

Generelles Ziel dieser Arbeit ist, einen Beitrag zum dringend notwendigen Verständnis der Charakteristika invasiver Arten, besonders in bisher zu wenig erforschten aquatischen Ökosystemen, zu leisten und die schwierige Identifizierung wichtiger Invasionsparameter zu unterstützen.

Im Rahmen dieser Dissertation wurden in Laborexperimenten die Parameter morphologische (phänotypisch plastische) Verteidigungen und Temperaturtoleranz als potentielle Schlüsselfaktoren für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika untersucht (Kapitel 2-5). Die Ergebnisse dieser Arbeit könnten zum Verständnis der Invasivität von *Daphnia lumholtzi* beitragen, wichtige Anhaltspunkte für mögliche Konsequenzen der erfolgreichen Invasion bieten und zum ihrem potentiellen Management in Nordamerika dienen.

Dabei wurden folgende Fragestellungen behandelt:

1. Bieten die langen morphologischen Verteidigungen (Helm und Spina) von *Daphnia lumholtzi* einen Vorteil bei der Prädation durch Vertebrate (Fische) und Invertebrate (Larven von *Chaoborus*)?
2. Bieten die induzierbaren morphologischen Verteidigungen von *Daphnia lumholtzi* gegenüber einer konkurrierenden nativen Daphnienart einen Selektionsvorteil unter Fischprädation?
3. Die Konkurrenzkraft von *Daphnia lumholtzi* und einer nativen Daphnienart sollte in Prädatorabwesenheit bei drei umweltrelevanten Temperaturen untersucht werden.
4. Die Verbindung zwischen biologischen Invasionen mit der Klimaveränderung und dem Phänomen der phänotypischen Plastizität sollte in einem Review kurz umrissen werden. Weiterhin sollten die bisherigen Ergebnisse der vorliegenden Arbeit hinsichtlich des Invasionserfolgs von *Daphnia lumholtzi* zusammenfassend diskutiert werden.

Morphologische Verteidigungen

In mehreren Prädationsexperimenten wurde ein Schutzeffekt der langen morphologischen Merkmale (Helm und Spina) bei adulten *Daphnia lumholtzi* als Verteidigungen gegen vertebrate (Fische) und bei juvenilen *Daphnia lumholtzi* gegen invertebrate (*Chaoborus* Larven) Prädatoren untersucht (Kapitel 2). Dabei wurde die Existenz von zwei *Daphnia lumholtzi* Klonen mit sehr ähnlichen Körperlängen, aber unterschiedlichen Helm- und Spinalängen (konstitutiv stark verteidigter AR Klon und nicht induzierter TE Klon mit kürzeren Merkmalen) genutzt, um Unterschiede in deren Überlebensfähigkeit gegenüber diesen unterschiedlich selektiven nativen Prädatoren aufzuzeigen. Durch direkte Beobachtung der Fischprädatoren sollte geklärt werden, ob sich bei den Fischen mit fortlaufender Experimentdauer ein kurzfristiger Lerneffekt einstellt.

Induzierbare morphologische Verteidigungen

In mehreren Konkurrenzexperimenten in 30 Liter Mesokosmen wurden über jeweils einen fast zweimonatigen Zeitraum je drei Klone der invasiven *Daphnia lumholtzi* (Klone: AR, TE und LA1) und einer ebenfalls häufig in nordamerikanischen Seen vorkommenden nativen Daphnienart *Daphnia pulicaria* Forbes 1893 (Hebert 1995; Klone: WF1, L9 und WR13 aus dem Gull Lake in Michigan) sowohl in Räuberabwesenheit als auch unter kontinuierlicher Fischkairomonexposition (in von mir modifiziertem Durchflusssystem in größerem Maßstab;

zur Induktion der morphologischen Verteidigungen der Daphnien) mit zusätzlicher Fischprädation (moderater und nur temporärer Fischprädrationsdruck) bei einer moderaten Temperatur (20°C) untersucht (Kapitel 3). Nach Abschluss des Konkurrenzexperiments unter Fischprädation wurde mittels molekularer Analysen die finale Klonzusammensetzung in den Daphniengemeinschaften ermittelt. Dadurch wurde geklärt, ob sich Klone mit permanenter oder induzierter Verteidigung letztendlich durchsetzen konnten.

Temperaturltoleranz

In weiteren Konkurrenzexperimenten in 30 Liter Mesokosmen wurde über jeweils einen fast zweimonatigen Zeitraum der Einfluss der Temperatur auf die Konkurrenzkraft von je drei Klonen (gleiche Klone wie in vorherigen Experimenten) der invasiven *Daphnia lumholtzi* und der nativen nordamerikanischen *Daphnia pulicaria* in der Abwesenheit von Prädatoren bei drei umweltrelevanten Temperaturen (20, 24 und 28°C) untersucht (Kapitel 4).

Kombination (und/oder Synergie) mehrerer Faktoren

In einem (nach Publikation der Studie aus Kapitel 3 eingeladenen) Review wurde die Verbindung zwischen biologischen Invasionen mit der Klimaveränderung und dem Phänomen der phänotypischen Plastizität aufgezeigt, wobei der Fokus auf die drei Stadien des Invasionsprozesses gelegt wurde (Kapitel 5). Außerdem wurde eine unter der gegenwärtigen Klimaveränderung dringend erforderliche Neudefinition „invasiver Arten“ vorgeschlagen. Weiterhin wurde die Kombination einer hohen Temperaturltoleranz und einer phänotypisch plastischen Verteidigung für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika (Ergebnisse aus den Kapiteln 3 & 4) zusammenfassend diskutiert.

Die Ergebnisse werden im Folgenden in einem eingereichten Manuskript (Artikel 1 in Kapitel 2) und drei bereits publizierten Artikeln (Artikel 2-4 in den Kapiteln 3-5) präsentiert.

Abschließend werden die Ergebnisse der Studien aus den Kapiteln 2-5 übergreifend diskutiert und es werden Hinweise auf zukünftige Untersuchungen gegeben (Kapitel 6).

2

Morphological defences of invasive *Daphnia lumholtzi* protect against vertebrate and invertebrate predators

Engel K, Schreder T, Tollrian R.

***Journal of Plankton Research*, eingereicht.**

RUNNING HEAD: DEFENCES IN INVASIVE *DAPHNIA LUMHOLTZI*

Morphological defences of invasive *Daphnia lumholtzi* protect against vertebrate and invertebrate predators

KATHARINA ENGEL^{1*}, THOMAS SCHREDER AND RALPH TOLLRIAN²

¹ DEPARTMENT OF BIOLOGY II, LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITY MUNICH,
GROSSHADERNER STRASSE 2, D-82152 PLANEGG-MARTINSRIED, GERMANY
AND

² ANIMAL ECOLOGY, EVOLUTION AND BIODIVERSITY, RUHR-UNIVERSITY
BOCHUM, UNIVERSITAETSSTRASSE 150, D-44780 BOCHUM, GERMANY.

* CORRESPONDING AUTHOR: katharina_engel@gmx.net

KEYWORDS: biological invasion; *Chaoborus* predation; fish predation; morphology; spines

ABSTRACT

Daphnia lumholtzi invaded lakes and reservoirs in North America. The underlying mechanisms of the successful invasion still remain poorly understood. *Daphnia lumholtzi* forms prominent spines (helmets and tail spines), which are inducible by fish kairomones. It has been suggested that these morphological structures act as defence against predators. Here, we used a *D. lumholtzi* clone that forms permanently long helmets and tail spines ('clone AR') and compared its vulnerability to predation against an otherwise very similar *D. lumholtzi* clone with shorter spines ('clone TE'). We tested the hypotheses that the long spines of *D. lumholtzi* offer protection against vertebrate (fishes) and invertebrate (*Chaoborus*) predators. Results from our fish (*Gasterosteus aculeatus*) predation experiments revealed that adults of the long-spined clone AR survived significantly better. Our invertebrate predation experiments showed that the juvenile instars (after the first) of the long-spined clone AR were additionally better protected against predation by *Chaoborus flavicans*. Our study is the first direct proof that long spines of adult *D. lumholtzi* are effective and beneficial features protecting against fish predators. Additionally, we show for the first time that long spines of juvenile *D. lumholtzi* offer protection against *Chaoborus* predation. Our results suggest that the anti-predator devices of *D. lumholtzi* may represent – possibly among other factors – an important functional mechanism for its invasion success.

INTRODUCTION

Identifying invader's traits and their potential effects on native biota could improve our understanding and management of exotic species invasions. Release from naturally coevolved predators in the new habitat may support invaders. For example, defence morphologies of an invading species may offer protection against native predators in the new habitat (e.g. Barnhisel, 1991a, b; Engel and Tollrian, 2009), and may therefore provide an important benefit over native prey species, contributing to its successful establishment in the invaded communities.

Daphnia lumholtzi Sars native to the tropics and subtropics of Africa, Asia and Australia (Benzie, 2005) invaded North American freshwaters most likely by introductions of exotic fish species from Lake Victoria, Africa (Sorensen and Sterner, 1992; Havel and Hebert, 1993). After being first detected in Texas and Missouri in 1990 (Sorensen and Sterner, 1992; Havel and Hebert, 1993), *D. lumholtzi* has very rapidly colonized many other North American lakes, reservoirs and rivers (Havel and Shurin, 2004).

The relatively large cladoceran *D. lumholtzi* possesses a large pointed head spine (helmet) and a pronounced tail spine whose length can greatly exceed those observed in any North American *Daphnia* species (Havel and Hebert, 1993). In its native range in Lake Albert, East Africa, a helmeted and an unhelmeted form of *D. lumholtzi* co-exist, likely linked to spatial differences in fish abundances (Green, 1967). In invaded North American waters, *D. lumholtzi* populations show a seasonal late spring/early summer to late autumn appearance, with peak abundances occurring during mid-summer when native zooplankton populations typically decline (e.g. Havel and Graham, 2006). Seasonal cyclomorphic variations in helmet and tail spine length of *D. lumholtzi* have been observed, exhibiting its longest features during periods of highest fish predation in invaded freshwaters (Sorensen and Sterner, 1992; Work and Gophen, 1995; Kolar et al., 1997). Some prior studies showed that long helmets and tail spines in *D. lumholtzi* are inducible by chemical cues released from fishes (Tollrian, 1994; Dzialowski et al., 2003; Laforsch et al., 2006; Engel and Tollrian, 2009) or by high temperature (Yurista, 2000). Our recent work revealed an advantage of fish kairomone-induced *D. lumholtzi* competing against the native North American *Daphnia pulicaria* under additional fish predation (Engel and Tollrian, 2009). The long spines of *D. lumholtzi* may thus provide effective defences against visually foraging planktivorous fish. However, a protective effect of the spiny morphology (helmets and tail spines) of *D. lumholtzi* against fish predators has not been shown directly so far. Prior studies examining a protective effect of the spines of *D. lumholtzi* either examined selectivity of several fish species foraging on the exotic species

in the field (Kolar and Wahl, 1998; Lienesch and Gophen, 2001, 2005; Lemke et al., 2003) or tested *D. lumholtzi* and a morphologically different native North American *Daphnia* species (e.g. *Daphnia pulex*, *Daphnia magna*, *D. pulicaria*) in predation experiments with fishes in the laboratory (Swaffar and O'Brien, 1996; Kolar and Wahl, 1998; Engel and Tollrian, 2009). While these studies showed lower mortalities of *D. lumholtzi*, it is likely that different *Daphnia* species differ in more traits, including visibility or behaviour. Furthermore, the underlying mechanisms were not revealed.

Morphological defences like helmets and tail spines have been shown to protect *Daphnia* against invertebrate predators (e.g. Dodson, 1974; Tollrian and Dodson, 1999; Laforsch and Tollrian, 2004). Thus, the spines of *D. lumholtzi* might additionally act as protective devices against Invertebrates. Invertebrate predators differ in their mode of predation and prey size selectivity from vertebrate predators. While gape-limited, visually foraging small planktivorous fishes typically select larger and better visible prey (Brooks and Dodson, 1965; Werner and Hall, 1974; O'Brien et al., 1976; Zaret, 1980), invertebrate size-dependent, ambush predators such as *Chaoborus* larvae generally feed on smaller prey (Pastorok, 1981; Tollrian, 1995; Zaret, 1980). Prior studies found that *D. lumholtzi* co-occurs with invertebrate *Chaoborus* larvae in invaded North American waters (Sorensen and Sterner, 1992; Çelik et al., 2002; Williams and Pederson, 2004). Dzialowski et al. (Dzialowski et al., 2003) showed that *D. lumholtzi* exhibits morphological and life history changes in response to kairomones released from *Chaoborus* larvae. It has been suggested that *Chaoborus* larvae are unable to feed on *D. lumholtzi* of 2 mm or larger in total length (Swaffar and O'Brien, 1996). However, an advantage of long spines of *D. lumholtzi* against *Chaoborus* predation has not yet been proven.

In this study, we tested whether the long helmets and tail spines of *D. lumholtzi* offer protection against vertebrate (fishes) and invertebrate (*Chaoborus*) predators. We took advantage of the existence of a *D. lumholtzi* clone with permanently long spines and compared its vulnerability to predators against an otherwise very similar clone of *D. lumholtzi* with shorter spines.

METHOD

We used two *D. lumholtzi* clones (as in Engel and Tollrian, 2009), originating from different North American locations. Clone *D. lumholtzi* TE (hereafter referred to as ‘clone TE’ or ‘short-spined clone TE’) originated from Fairfield Reservoir, Texas. Adult individuals from this (inducible) clone do not possess helmets in predator absence. However, the first juvenile instars of clone TE exhibit small helmets, which gradually decrease in length until adulthood. Clone *D. lumholtzi* AR (hereafter referred to as ‘clone AR’ or ‘long-spined clone AR’) derived from Canyon Lake, Arizona. This constitutively spined clone is distinguished by a permanently long helmet and a very long tail spine. *Daphnia* were maintained in single-clone cultures in 1 L of artificial medium (Jeschke and Tollrian, 2000), and were fed daily with *Scenedesmus acutus* ad libitum.

Experimental three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus (~ 1 year old; 25 – 28 mm in total length; mean total length: 26 mm) derived from two stream systems of the Sempt, Fehlbach and Strogen, Germany. Three-spined sticklebacks are widely distributed in freshwater, brackish and marine systems across Europe, North Asia and North America (e.g. Paepke, 1996). Fishes were held in aerated artificial medium in a 150 L aquarium under continuous fluorescent light at 15°C, and were fed daily with chironomids. During the fish predation experiments, they additionally received a mixture of *Daphnia* spp., and were starved for 24 h prior to use in the trials. Fishes had been naive to both *D. lumholtzi* clones before the experiment.

Fourth-instar larvae of the phantom midge *Chaoborus flavicans* were collected from Lake Klostersee, Germany. *Chaoborus* larvae were stored in 1 L artificial medium (1.5 L glass beakers) at 14°C, and received every second day a mixture of *Daphnia* spp. Prior to the *Chaoborus* predation experiments, the larvae were starved for 24 h, and acclimated to 20°C.

Predation experiments with fishes

The fish predation trials were carried out in the laboratory under fluorescent light at 20°C.

Age-synchronized, non-gravid adult females were randomly chosen from each *D. lumholtzi* clone (long-spined clone AR and short-spined clone TE). In order to avoid potential fish kairomone-induced differences in body length or behaviour, we used non-induced *D. lumholtzi* in our experiments. To ensure similar body-sized *Daphnia* prey for the fishes, we measured the morphological parameters under a dissecting microscope with a digital image-analysis system (Soft Imaging System, Analysis Pro, Münster, Germany). We recorded helmet length (HL; from tip of helmet to top of eye), body length (BL; from top of

eye to base of tail spine) and tail spine length (TL; from base of tail spine to tip of tail spine) and calculated the relative HL ($[\text{HL}/\text{BL}] \times 100$) and the relative TL ($[\text{TL}/\text{BL}] \times 100$).

One hour before each experiment, the fishes were transferred into a 10 L black shielded glass beaker filled with 3 L aerated medium to acclimate to laboratory conditions. The predation trials were carried out in a similar beaker, into which a single stickleback was placed five minutes prior to each trial. The fish feeding period started by adding a 50:50 mixture of 10 TE and 10 AR (20 *Daphnia* in total). By direct observation of the fish from above, the number of consumed *Daphnia* and discontinued attacks (i.e. attacks without prey consumption) was recorded. When half of the *Daphnia* prey items were consumed, the predation trial was terminated by removing the fish. The elapsed time for the foraging period was noted. The remaining daphnids were preserved and the number of surviving *Daphnia* per clone was recorded. Prior to the next trial, the experimental equipment was cleaned. Each fish ($N = 10$) was used in each of three predation experiments (on consecutive days; 30 trials in total) to test for short-term learning effects.

Data were tested for normal distribution and homogeneity of variances. Conservative non-parametric Mann-Whitney U tests (M-W U) were used to analyse for morphological differences (relative HL, relative TL and BL) between both *D. lumholtzi* clones. Wilcoxon signed ranks tests were performed per predation experiment (and another one on the entire data set of 30 trials) to analyse for differences in the number of surviving animals between both clones (two related samples). To analyse for short-term learning effects in the fishes, a Friedman test (for repeated measures) was carried out per clone to test for differences in the clonal survival among the three experiments. Additional Friedman tests were used to analyse for differences in the duration of the fish foraging period and in the number of discontinued attacks by the fishes among the three experiments.

Predation experiments with *Chaoborus*

In *Chaoborus* predation trials, we tested 1st (neonate), 2nd and 3rd juvenile instar animals of the long-spined clone AR and the short-spined clone TE. Each *D. lumholtzi* clone (age-synchronized, non-induced animals) was tested separately in 10 replicate trials per instar (except clone TE: 13 replicates in 1st instar and 9 replicates in 3rd instar). Each *Chaoborus* larva was only used in a single predation experiment. Prior to each trial, the morphological parameters of the juvenile *Daphnia* were measured (analogous to the fish predation experiments) to ensure that they were all of the same size.

For each trial, 10 *D. lumholtzi* of the same instar and clone were placed in a 600 mL glass-beaker filled with 200 mL of medium. Each predation trial started by adding a single, starved, fourth-instar larva of *C. flavicans* to each beaker. The predation trials were conducted over 5 hours at 20°C in the dark. Preliminary investigations showed that a *C. flavicans* larva is able to consume about half of the 10 provided *Daphnia* (clone TE) within this time (K. Engel, unpublished data). Thereafter, the number of remaining juvenile *Daphnia* was recorded.

Mann-Whitney *U* tests were used to analyse for morphological differences and differences in the number of surviving animals between both *D. lumholtzi* clones per instar.

RESULTS

Fish predation experiments

The mean body length of adults of both *D. lumholtzi* clones used as prey items in our fish predation trials did not differ (short-spined clone TE: 1.25 mm, long-spined clone AR: 1.31 mm; M-W *U*, $P > 0.05$). However, both the mean relative helmet length (69 %) and the mean relative tail spine length (92 %) of clone AR were significantly longer than those of clone TE (14 % and 61 %, respectively; M-W *U*, both $P < 0.001$).

We found a significantly lower mortality of the long-spined clone AR compared with the short-spined clone TE (Wilcoxon tests, 1st experiment: $P = 0.004$, 2nd experiment: $P = 0.047$, 3rd experiment: $P = 0.004$; all 30 fish predation trials, mean number surviving animals \pm SE, long-spined clone AR: 6.10 ± 0.27 , short-spined clone TE: 3.80 ± 0.17 , Wilcoxon test, $P < 0.001$; Fig. 1). There were no significant differences in the clonal survival among the three fish predation experiments (Friedman tests, per clone, both $P > 0.05$).

The fish foraging period lasted on average about 2 minutes (mean \pm SE of 30 trials: 123.27 ± 11.22 seconds), while the elapsed time slightly (not significantly) decreased from the 1st to the 3rd predation experiment (1st experiment: 137.30 ± 31.02 seconds, 2nd experiment: 119.50 ± 9.96 seconds, 3rd experiment: 113.00 ± 10.96 seconds; Friedman test, $P > 0.05$). During the predation trials on average about 4 discontinued attacks (mean \pm SE of 30 trials: 3.57 ± 0.33) by the fishes were recorded. The number of discontinued attacks was not significantly different among the three experiments (1st experiment: 3.20 ± 0.63 , 2nd experiment: 3.80 ± 0.39 , 3rd experiment: 3.70 ± 0.70 ; Friedman test, $P > 0.05$).

Chaoborus predation experiments

The three juvenile instars of both *D. lumholtzi* clones used in our *Chaoborus* predation trials differed in the lengths of their morphological features. In each instar, the juveniles of the long-spined clone AR had an almost similar body length (although in 2nd and 3rd instar significantly larger), and both significantly (except: tail spine length in 1st instar) longer helmet and tail spine lengths as well as significantly larger total lengths compared with the short-spined clone TE (Table I).

In the 1st/neonate instar, we found no significant difference in the survival rate between both *D. lumholtzi* clones at *Chaoborus* predation, while the neonates of the long-spined clone AR had a slight advantage in survival (M-W *U*, $P > 0.05$; Fig. 2). However, 2nd instar juveniles of the long-spined clone AR significantly better survived *Chaoborus* predation than those of the short-spined clone TE (M-W *U*, $P < 0.001$; Fig. 2). Similarly, 3rd

instar juveniles of the long-spined clone AR significantly more often remained after *Chaoborus* predation than those of clone TE (M-W U , $P = 0.008$; Fig. 2).

DISCUSSION

Our study revealed that the long helmets and tail spines of *D. lumholtzi* serve as multi-tools offering protection against predation by vertebrate fishes and invertebrate *Chaoborus* larvae. These protective effects suggest that the anti-predator devices of *D. lumholtzi* likely constitute an important functional mechanism for its invasion success. Barnhisel (Barnhisel, 1991a, b) demonstrated for the invasive cladoceran *Bythotrephes* that its long caudal spine protects the invader against predation by young fish. Thus, defence morphologies of an invading species may offer a selective advantage over native prey species (e.g. Barnhisel, 1991a; Engel and Tollrian, 2009), and may favour its successful establishment in the newly invaded communities

Fish predation experiments

Our fish predation experiments demonstrated a distinct advantageous effect of the long morphological features (helmets and tail spines) of adult *D. lumholtzi* against fish predators (Fig. 1). So far only a few studies have shown protective effects against fish predators in other *Daphnia* species (e.g. Jacobs, 1967; Zaret, 1972). Green (Green, 1967) reported from Lake Albert, East Africa, that *Alestes baremose* foraged selectively on unhelmeted *D. lumholtzi*, and presumed an advantage of helmeted *D. lumholtzi* in the presence of fishes. Thus, our results provide evidence for Green's assumption (Green, 1967) and confirm prior studies with *D. lumholtzi*, which showed lower mortalities of the invasive species compared with native North American *Daphnia* species under fish predation (e.g. Swaffar and O'Brien, 1996; Kolar and Wahl, 1998; Engel and Tollrian, 2009). While these latter studies emphasize an advantage of *D. lumholtzi*, they very likely also involved that morphologically different or unequally sized *Daphnia* species differed in more traits, including visibility or behaviour.

Fishes select their prey according to visibility and body size (Brooks and Dodson, 1965; Dodson, 1974; Werner and Hall, 1974; O'Brien et al., 1976; Zaret, 1980). Thus, differences in *Daphnia* prey morphology, such as in body size (e.g. body length), in pigmentation, or in prey behaviour (e.g. alertness, swimming speed) can distinctly influence selectivity and fish foraging. In our study, we used non predator kairomone-induced, non-gravid, similar body-sized individuals from two clones of *D. lumholtzi*. We thus could exclude predator kairomone-, species- and body size-related differences that would have influenced prey selection and foraging behaviour of our predatory fishes.

Although our small fishes preferentially fed on the short-spined clone TE, they were obviously large enough (26 mm in length) and able to consume both *D. lumholtzi* clones.

Thus, a prevention of ingestion by the body enlargement cannot be the only defensive effect. We found no indication for short-term learning in the fishes either to avoid or to handle the spiny prey, as we observed no significant differences between the three consecutive fish foraging experiments. Kolar and Wahl (Kolar and Wahl, 1998) reported for juvenile bluegills (< 50 mm) that they showed more rejections than strikes after orientating towards *D. lumholtzi*, and with gained experience, selectively avoiding the exotic species. Thus, fish species may differ in their learning abilities or more experience is needed for learning.

While we did not induce our two *D. lumholtzi* clones with fish kairomones in the present work, we could provide evidence that the long spines of *D. lumholtzi* are advantageous features offering protection against fish predators.

***Chaoborus* predation experiments**

Our predation experiments revealed that the long spines of clone AR in the 2nd and 3rd juvenile instars (in 1st instar just a trend) of *D. lumholtzi* provide a distinct protection against predation by *Chaoborus* (Fig. 2). Morphological defences have been reported to provide benefits at different steps of the *Chaoborus* predation cycle (Laforsch and Tollrian, 2004). A larger body length in juvenile *Daphnia* might interfere with the ability of *Chaoborus* larvae to engulf the prey, as the size of the feeding basket of *Chaoborus* determines the size range of prey that can be consumed (Pastorok, 1981). In our *Chaoborus* predation trials, the long-spined clone AR had a distinct advantage in survival compared with the short-spined clone TE in the 2nd and 3rd juvenile instar, while juveniles of both *D. lumholtzi* clones were of almost similar body size. Thus, general differences in body length should not be responsible for the observed results. Clone AR exhibited longer helmets and tail spines (Table I), which implies that the morphological features have been responsible for the advantage of the long-spined clone AR under *Chaoborus* predation.

We did not find a significant difference in the survival rate in the 1st/neonate instar of both *D. lumholtzi* clones. Most likely the differences in helmet and tail spine length (not significantly different in 1st instar) in addition to the body length (Table I) were not sufficiently large enough to offer a “size refuge”. Similarly, the first juvenile instar of *Chaoborus* kairomone-induced *D. pulex* and *Daphnia cucullata* did not experience lower mortality, while the later instars of the induced morphs had an advantage under *Chaoborus* predation (Tollrian, 1995; Laforsch and Tollrian, 2004).

Our results are in line with previous studies using other *Daphnia* species. Capture efficiency of *Chaoborus* larvae decreases with increasing size of the prey (Pastorok, 1981).

Thus, spined *Daphnia* prey may be harder to catch and grasp or may even escape after captures, because helmets and tail spines might render daphnids difficult to handle, ingest and swallow, as suggested in the “anti-lock-and-key” hypothesis (Dodson, 1974). Laforsch and Tollrian (Laforsch and Tollrian, 2004) found that *Chaoborus* kairomone-induced, helmeted *D. cucullata* (2nd and 3rd size class) better survived *Chaoborus* predation than the unhelmeted morph, due to increased evasions after attacks and increased escapes after captures. We did not directly observe *Chaoborus* predation in the present study. Thus, further *Chaoborus* predation experiments could possibly reveal the exact defensive mechanisms.

Swaffar and O’Brien (Swaffar and O’Brien, 1996) suggested that *Chaoborus punctipennis* cannot feed on *D. lumholtzi* of 2 mm or larger in length. In our predation trials, we found that the larger *C. flavicans* was even able to ingest long-spined 3rd instar juveniles (clone AR), larger than 2 mm in total length (Table I).

In conclusion, we have shown that long helmets and tail spines of adult *D. lumholtzi* are effective and beneficial features protecting against predation by vertebrate fishes. In addition, we demonstrated here for the first time that long spines of juvenile *D. lumholtzi* additionally provide protection against invertebrate predation by *Chaoborus* larvae. Advantages in the survival of *D. lumholtzi* under predation by fishes and by *Chaoborus* larvae may likely impose negative effects on native zooplankton as well as on their native vertebrate and invertebrate predators. These protective effects suggest that the anti-predator devices of *D. lumholtzi* may represent – possibly among other factors such as thermal tolerance (Lennon et al., 2001; Fey and Cottingham, 2011, 2012; Engel and Tollrian, 2012) – an important mechanism for its invasion success in North America.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank M. Kredler, E. Osipova and E. Hochmuth for help during the experiments; C. Laforsch and W. Gabriel for encouragement and discussions; and J. Elser, K.H. Sorensen and R.W. Sterner for kindly providing the *D. lumholtzi* clones.

FUNDING

This work was partially supported by a PhD grant from the Hanns-Seidel-Foundation to K.E.

REFERENCES

- Barnhisel, D.R. (1991a) Zooplankton spine induces aversion in small fish predators *Oecologia*, **88**, 444–450.
- Barnhisel, D.R. (1991b) The caudal appendage of the cladoceran *Bythotrephes cederstroemi* as defence against young fish. *J. Plankton Res.*, **13**, 529–537.
- Benzie, J.A.H. (2005) *Cladocera: The genus Daphnia (including Daphniopsis) (Anomopoda: Daphniidae)*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Brooks, J.L. and Dodson, S.I. (1965) Predation, body size and composition of plankton. *Science*, **150**, 28–35.
- Çelik, K., Schindler, J.E., Foris, W.J. and Knight, J.C. (2002) Predator-mediated coexistence of exotic and native crustaceans in a freshwater lake? *Biol. Inv.*, **4**, 451–454.
- Dodson, S.I. (1974) Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: a new hypothesis of cyclomorphosis. *Limnol. Oceanogr.*, **19**, 721–729.
- Dzialowski, A.R., Lennon, J.T., O'Brien, W.J. and Smith, V.H. (2003) Predator-induced phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biol.*, **48**, 1593–1602.
- Engel, K. and Tollrian, R. (2009) Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America? *Proc. R. Soc. B*, **276**, 1865–1873.
- Engel, K. and Tollrian, R. (2012) Competitive ability, thermal tolerance and invasion success in exotic *Daphnia lumholtzi*. *J. Plankton Res.*, **34**, 92–97.
- Fey, S.B. and Cottingham, K.L. (2011) Linking biotic interactions and climate change to the success of exotic *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biol.*, **56**, 2196–2209.
- Fey, S.B. and Cottingham, K.L. (2012) Thermal sensitivity predicts the establishment success of nonnative species in a mesocosm warming experiment. *Ecology*, **93**, 2313–2320.
- Green, J. (1967) The distribution and variation of *Daphnia lumholtzi* (Crustacea: Cladocera) in relation to fish predation in Lake Albert, East Africa. *J. Zool. Lond.*, **151**, 181–197.
- Havel, J.E. and Graham, J.L. (2006) Complementary population dynamics of exotic and native *Daphnia* in North American reservoir communities. *Arch. Hydrobiol.*, **167**, 245–264.
- Havel, J.E. and Hebert, P.D.N. (1993) *Daphnia lumholtzi* in North America: another exotic zooplankter. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 1823–1827.
- Havel, J.E. and Shurin, J.B. (2004) Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **49**, 1229–1238.

- Jacobs, J. (1967) Untersuchungen zur Funktion und Evolution der Zyklomorphose bei *Daphnia*, mit besonderer Berücksichtigung der Selektion durch Fische. *Arch. Hydrobiol.*, **62**, 467–541.
- Jeschke, J.M. and Tollrian, R. (2000) Density-dependent effects of prey defences. *Oecologia*, **123**, 391–396.
- Kolar, C.S. and Wahl, D.H. (1998) Daphnid morphology deters fish predators. *Oecologia*, **116**, 556–564.
- Kolar, C.S., Boase, J.C., Clapp, D.F. and Wahl, D.H. (1997) Potential effect of invasion by an exotic zooplankter, *Daphnia lumholtzi*. *J. Freshwater Ecol.*, **12**, 521–530.
- Laforsch, C. and Tollrian, R. (2004) Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecology*, **85**, 2302–2311.
- Laforsch, C., Beccara, L. and Tollrian, R. (2006) Inducible defenses: the relevance of chemical alarm cues in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, **51**, 1466–1472.
- Lemke, A.M., Stoeckel, J.A. and Pegg, M.A. (2003) Utilization of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* by juvenile fishes in an Illinois River floodplain lake. *J. Fish Biol.*, **62**, 938–954.
- Lennon, J.T., Smith, V.H. and Williams, K. (2001) Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success. *J. Plankton Res.*, **23**, 425–434.
- Lienesch, P.W. and Gophen, M. (2001) Predation by inland silversides on an exotic cladoceran, *Daphnia lumholtzi*, in Lake Texoma, U.S.A. *J. Fish Biol.*, **59**, 1249–1257.
- Lienesch, P.W. and Gophen, M. (2005) Size-selective predation by inland silversides on an exotic cladoceran, *Daphnia lumholtzi*. *Southwest. Nat.*, **50**, 158–165.
- O'Brien, W.J., Slade, N.A. and Vinyard, G.L. (1976) Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, **57**, 1304–1310.
- Paepke, H.J. (1996) *Die Stichlinge. Gasterosteidae*. Westarp-Wissenschaften, Magdeburg, Germany.
- Pastorok, R.A. (1981) Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology*, **62**, 1311–1324.
- Sorensen, K.H. and Sterner, R.W. (1992) Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biol.*, **28**, 257–262.
- Swaffar, S.M. and O'Brien, W.J. (1996) Spines of *Daphnia lumholtzi* create feeding difficulties for juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *J. Plankton Res.*, **18**, 1055–1061.

- Tollrian, R. (1994) Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars). *Arch. Hydrobiol.*, **130**, 69–75.
- Tollrian, R. (1995) *Chaoborus crystallinus* predation on *Daphnia pulex*: can induced morphological changes balance effects of body size on vulnerability? *Oecologia*, **101**, 151–155.
- Tollrian, R. and Dodson, S.I. (1999) Inducible defenses in *Cladocera*: constraints, costs, and multipredator environments. In Tollrian, R. and Harvell, C.D. (eds), *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, pp. 177–202.
- Werner, E.E. and Hall, D.J. (1974) Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, **55**, 1042–1052.
- Williams, J.J. and Pederson, C.L. (2004) Diel vertical migration in *Daphnia lumholtzi* (Sars). *J. Freshwater Ecol.*, **19**, 305–311.
- Work, K. and Gophen, M. (1995) The invasion of *Daphnia lumholtzi* (SARS) into Lake Texoma (USA). *Arch. Hydrobiol.*, **133**, 287–303.
- Yurista, P.M. (2000) Cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi* induced by temperature. *Freshwater Biol.*, **43**, 207–213.
- Zaret, T.M. (1972) Predator-prey interaction in a tropical lacustrine ecosystem. *Ecology*, **53**, 248–257.
- Zaret, T.M. (1980) *Predation and freshwater communities*. Yale University Press, New Haven, CT, USA.

TABLE

Table I: Morphological parameters of the first three juvenile instars (1, 2 and 3) of the two Daphnia lumholtzi clones (long-spined clone AR and short-spined clone TE) used in the predation experiments with Chaoborus flavicans. The morphological parameters (means \pm SE) recorded were both absolute (mm) and relative (%) helmet length (HL) and tail spine length (TL), absolute body length (BL; mm) and total length (total length; all trait lengths combined; mm). N indicates the number of individual juvenile Daphnia measured prior to use in the Chaoborus predation trials. Each juvenile instar was analysed for morphological differences between the two D. lumholtzi clones using Mann-Whitney U tests.

Juvenile instar	Morphological parameter	Long-spined clone AR			Short-spined clone TE			P
		Mean	SE	N	Mean	SE	N	
1	HL (mm)	0.34	0.002	100	0.18	0.001	130	< 0.001
	Relative HL (%)	61.20	0.380	100	32.04	0.25	130	< 0.001
	TL (mm)	0.46	0.004	100	0.46	0.004	130	0.250
	Relative TL (%)	83.37	0.530	100	82.62	0.47	130	0.217
	BL (mm)	0.55	0.003	100	0.55	0.003	130	0.195
	Total length (mm)	1.35	0.007	100	1.18	0.007	130	< 0.001
2	HL (mm)	0.51	0.003	100	0.19	0.002	100	< 0.001
	Relative HL (%)	69.49	0.360	100	27.95	0.23	100	< 0.001
	TL (mm)	0.59	0.004	100	0.53	0.003	100	< 0.001
	Relative TL (%)	80.22	0.500	100	77.55	0.44	100	< 0.001
	BL (mm)	0.74	0.003	100	0.68	0.002	100	< 0.001
	Total length (mm)	1.84	0.007	100	1.40	0.005	100	< 0.001
3	HL (mm)	0.65	0.004	100	0.19	0.003	90	< 0.001
	Relative HL (%)	72.65	0.420	100	22.03	0.28	90	< 0.001
	TL (mm)	0.76	0.005	100	0.59	0.007	90	< 0.001
	Relative TL (%)	84.32	0.590	100	69.95	0.51	90	< 0.001
	BL (mm)	0.90	0.004	100	0.85	0.007	90	< 0.001
	Total length (mm)	2.31	0.010	100	1.63	0.015	90	< 0.001

FIGURE LEGENDS

Fig. 1. The number of surviving animals in the predation experiments with *Gasterosteus aculeatus*. Means (+ 1 SE) of adult animals of two different *Daphnia lumholtzi* clones (long-spined clone AR and short-spined clone TE) remaining after three (1, 2 and 3) fish predation experiments (with each 10 trials/fishes) are shown. Asterisks indicate significant differences (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

Fig. 2. The number of surviving animals in the predation experiments with *Chaoborus flavicans*. Means (+ 1 SE) of juvenile animals (instars 1, 2 and 3) of two different *Daphnia lumholtzi* clones (long-spined clone AR and short-spined clone TE) remaining after 9-13 separate *Chaoborus* predation trials per instar and clone are shown. Asterisks indicate significant differences (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

FIGURES

Fig. 1.

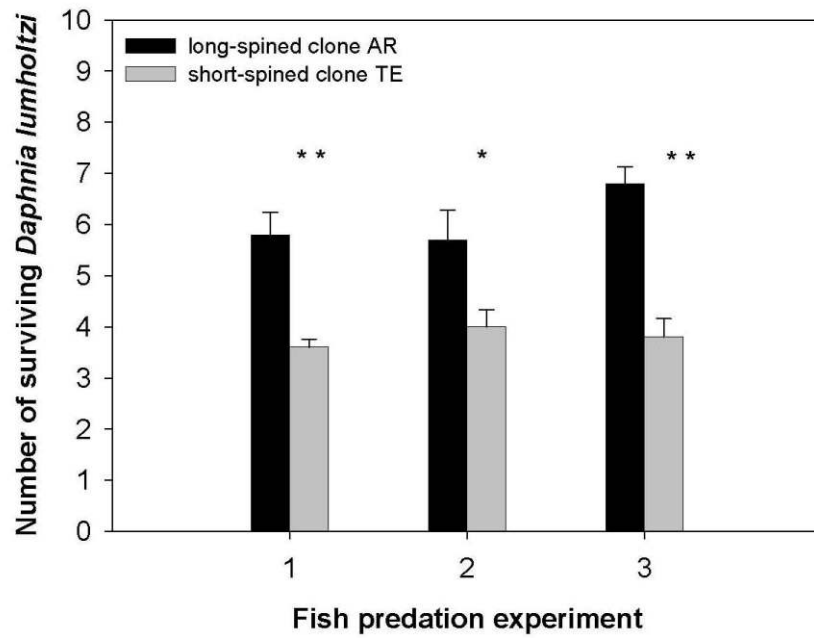
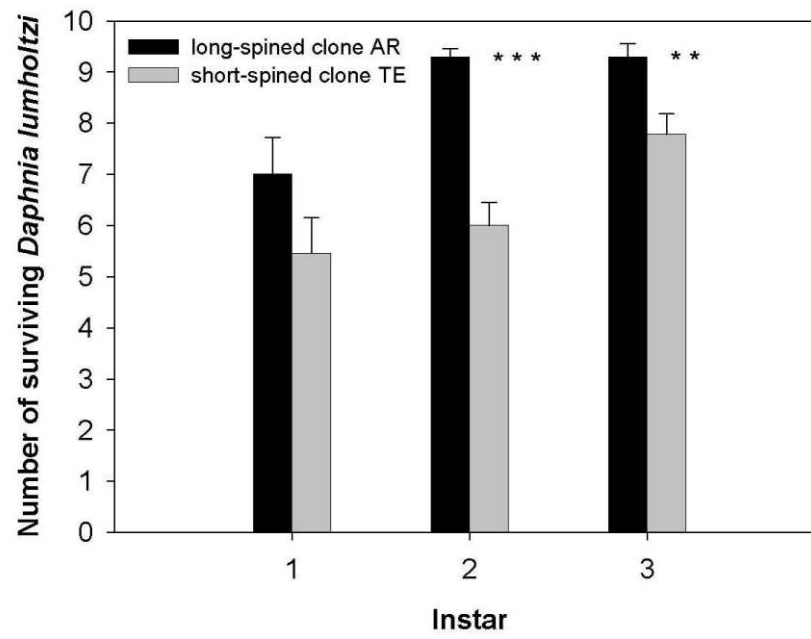


Fig. 2.



3

Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America?

Engel K, Tollrian R. (2009)

***Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 276, 1865-1873.**

Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America?

Katharina Engel^{1,*} and Ralph Tollrian²

¹Department of Biology II, Ludwig-Maximilians-University Munich, Grosshadernerstrasse 2, 82152 Planegg-Martinsried, Germany

²Department of Animal Ecology, Evolution and Biodiversity, Ruhr-University Bochum, Universitätsstrasse 150, 44780 Bochum, Germany

The mechanisms underlying successful biological invasions often remain unclear. In the case of the tropical water flea *Daphnia lumholtzi*, which invaded North America, it has been suggested that this species possesses a high thermal tolerance, which in the course of global climate change promotes its establishment and rapid spread. However, *D. lumholtzi* has an additional remarkable feature: it is the only water flea that forms rigid head spines in response to chemicals released in the presence of fishes. These morphologically (phenotypically) plastic traits serve as an inducible defence against these predators. Here, we show in controlled mesocosm experiments that the native North American species *Daphnia pulicaria* is competitively superior to *D. lumholtzi* in the absence of predators. However, in the presence of fish predation the invasive species formed its defences and became dominant. This observation of a predator-mediated switch in dominance suggests that the inducible defence against fish predation may represent a key adaptation for the invasion success of *D. lumholtzi*.

Keywords: biological invasion; fish predation; inducible defence; invasion success; key adaptation; phenotypic plasticity

1. INTRODUCTION

Biological invasions (i.e. the successful establishment and spread of species outside their native range) have become important topics for ecology, evolutionary biology and biogeography. The frequency and effects of invasions have accelerated due to human activity and increasing globalization (Lodge 1993; Vitousek *et al.* 1997), and there are now many examples of successful invasive species across diverse habitats, geographical regions and taxonomic groups (e.g. Mack *et al.* 2000; Sakai *et al.* 2001; Jeschke & Strayer 2005). Severe economic and ecological consequences (e.g. Mack *et al.* 2000) demonstrate the urgent need to understand the population biology of invaders and their interactions with the recipient communities (Sakai *et al.* 2001; Shea & Chesson 2002; Facon *et al.* 2006). Invasive species have been recognized as a major driver of biodiversity loss (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Successful invasions provide interesting field experiments for the analysis of adaptation and competition. If these new habitats are already populated, the exotic species have to compete against native species, which have been long term adapted to the specific environmental conditions.

Previous research in invasion biology has suggested some characteristics that make a community susceptible to invasions (Oriens 1986; Lodge 1993), and attributes that distinguish a successful invader (Kolar & Lodge 2001). It has been proposed that invasive species may own

particular ecological traits, such as a high competitive ability (Lodge 1993; Sakai *et al.* 2001). Several studies evaluated competitive effects between introduced and native plant species (e.g. Hager 2004; for a review, see Vilà & Weiner 2004), as well as between alien and indigenous animal species (e.g. Byers 2000; Baker & Levinton 2003). All of these studies attributed a high competitiveness in the non-native species to its invasion success.

Also, phenotypic plasticity has been suggested to play a key role for the range expansion of invading species (Agrawal 2001; Ghalambor *et al.* 2007). Plasticity in specific traits may allow an invader to rapidly adapt to a new environment. While some studies found morphological, physiological and life-history plasticity in various exotic species to promote invasiveness, these studies were mainly restricted to introduced plants (e.g. Kaufman & Smouse 2001; Sexton *et al.* 2002; Parker *et al.* 2003). In recent years, climate change emerged as an important factor allowing warm adapted species to expand their range (e.g. Stachowicz *et al.* 2002; Walther *et al.* 2002) into habitats where native species already face their thermal limits (Holzapfel & Vinebrooke 2005).

The limnetic water flea *Daphnia lumholtzi* (Sars), which is naturally distributed throughout the tropics and subtropics of Africa, Asia and Australia (Benzie 1988), has successfully invaded North America. *Daphnia lumholtzi* first appeared in Texas and Missouri by 1990/1991 (Sorensen & Sterner 1992; Havel & Hebert 1993). Subsequently, it rapidly spread throughout much of the south-eastern and mid-western United States, and has recently even been found in the Laurentian Great Lakes in

* Author for correspondence (katharina_engel@gmx.net).

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.1861> or via <http://rspb.royalsocietypublishing.org>.

the north and in California in the west (Havel & Shurin 2004). The geographical origin of the invading *D. lumholtzi* populations has not yet been identified. The most likely scenario is an introduction by stocking of lakes with exotic fish species (e.g. Nile perch *Lates niloticus*) from Africa (Havel & Hebert 1993).

Earlier studies that investigated the reasons behind this successful invasion of *D. lumholtzi* focused on abiotic conditions (e.g. temperature, salinity, nutrients), primarily based on a correlation of its seasonal abundance with water temperature (Havel *et al.* 1995; Work & Gophen 1999; Havel & Graham 2006). *Daphnia lumholtzi* was assumed to fill a 'vacant' thermal (seasonal or spatial) niche during summer (Lennon *et al.* 2001). However, most of these studies were carried out in the field, where multiple (abiotic and biotic) factors are responsible for the composition of the resident community. For example, temperature is also correlated with predation by fishes. Therefore, the occurrence of *D. lumholtzi* in nature corresponds not only to high temperatures but also to intense fish predation (Lienesch & Gophen 2001).

Many cladoceran species have been shown to form morphological structures, such as helmets, spines and neckteeth, in response to chemical cues (kairomones) from invertebrate predators. These traits reduce the mortality risk exerted by these invertebrate predators (reviewed in Tollrian & Dodson 1999). However, *D. lumholtzi* is remarkable among *Daphnia* because it can carry exceptionally long head and tail spines. Green (1967) observed the spatial separation of a helmeted and a non-helmeted form of *D. lumholtzi* (at that time described as different varieties) in Lake Albert (east Africa) and suggested that the helmets might act as a defence against fishes. Tollrian (1994) and Dzialowski *et al.* (2003) found that the helmets can be induced by chemicals associated with fishes (figure 1 in the electronic supplementary material). Swaffar & O'Brien (1996) and Kolar & Wahl (1998) reported a benefit of the head spine in *D. lumholtzi* against fish predation. Thus, the helmet formation in *D. lumholtzi* represents an inducible defence against fishes, and therefore potentially influences the competitive interaction with native *Daphnia* species. As *D. lumholtzi* is the only cladoceran that reacts with distinct helmets to fish kairomones, this morphological (phenotypic) plasticity may be a key adaptation, which—exclusively or in combination with other factors—facilitates the invasion in North America.

Here, we tested the hypothesis that phenotypic plasticity in defensive traits gives *D. lumholtzi* an advantage over native North American species. We performed controlled laboratory mesocosm experiments with different clones of *D. lumholtzi* and the most common North American *Daphnia* species in the presence and the absence of fish predation.

2. MATERIAL AND METHODS

(a) *Species and experimental conditions*

We used three clones of the invasive species *D. lumholtzi* that differ in their inducibility by predator cues (R. Tollrian 1999, unpublished data). Clone *D. lumholtzi* AR originated from Canyon Lake, Arizona (kindly provided by J. Elser), and is constitutively morphologically defended. It is characterized by a permanently high helmet and a very long tail spine.

The two other clones are inducible ones, i.e. they do not form helmets without predator cues. *Daphnia lumholtzi* TE was isolated from Fairfield Reservoir, Texas (kindly provided by K. H. Sorensen & R. W. Sterner), and *D. lumholtzi* LA1 originated from the Atchafalaya River Basin, Louisiana (kindly provided by C. Ramcharan). The body length (BL; from the eye to the base of the tail spine) of our adult *D. lumholtzi* was on average 1.5–1.6 mm.

Daphnia pulicaria (Forbes) is the most widely distributed *Daphnia* species native to North America. It occurs in lakes and permanent ponds from Mexico to the Arctic (Hebert 1995). Some North American lakes containing *D. pulicaria* have been invaded by *D. lumholtzi* (e.g. Schulze *et al.* 2006), and the overlap in their distribution may increase with future range expansion of *D. lumholtzi*. In North America, *D. pulicaria* coexists with several fish species (e.g. Hu & Tessier 1995). Our three *D. pulicaria* clones Whitford 1 (WF1), Laurence 9 (L9) and Warner 13 (WR13) were isolated from Gull Lake, Michigan, and were kindly provided by A. Tessier several months prior to the study. *Daphnia pulicaria* never forms helmets. Our *D. pulicaria* clones were slightly larger (mean body size of approx. 1.8–1.9 mm) than our *D. lumholtzi* clones.

All experiments were conducted in the laboratory (climate chambers) under constant conditions at a temperature of 20°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) and fluorescent light (15 L : 9 D) in 32 l white polyethylene containers (39 cm height; 35 cm (top) and 31 cm (bottom) width). The animals of the two species were reared and synchronized in single-clone stocks (5 l glass beakers) in artificial medium based on ultrapure water, trace elements and phosphate buffer (Jeschke & Tollrian 2000). At the start of each experiment, adult females with broods (eggs or embryos) and females with filled ovaries were randomly chosen from each clone. We mixed the cohorts to provide a more continuous reproduction. To ensure identical starting conditions for both species, defined quantities of each adult cohort per clone were inoculated into each replicate. Each mesocosm was filled with 30 l of medium (20 l in the competition experiment with fish predation). *Daphnia* in cultures and in the experiments were fed in 2-day intervals with the green alga *Scenedesmus obliquus*. The food concentration was determined by the optical absorbance of the algae suspension at 800 nm in a photometer with a calibration curve for *Scenedesmus* relating optical density to the carbon content. During the initial growth period of the *Daphnia* populations (without sampling), only 0.4 mg C l⁻¹ of *Scenedesmus* were fed every second day, to avoid settling of algae. When *Daphnia* had reached higher densities (visual inspection), algae at 0.6 mg C l⁻¹ were added every 48 hours (until experimental conclusion). From that time on, 10 per cent of the entire volume per replicate was sampled every second day. Zooplankton was collected after gently mixing the mesocosm by filtering a 1 l sample of medium (100 µm mesh). By repeating this procedure, a total of 3 l (two in the competition experiment with fish predation) were sampled and pooled per day and mesocosm. Adding new medium restored the initial volume after each sampling. *Daphnia* were preserved in 70 per cent ethanol and counted later under a dissecting microscope. Adult females, juveniles (neonate and juvenile females) and males (all developmental stages) of each species were inspected. Population density curves were obtained and analysed based on the adult females only because they best reflect population growth under size-selective predation on adults. We determined the initial

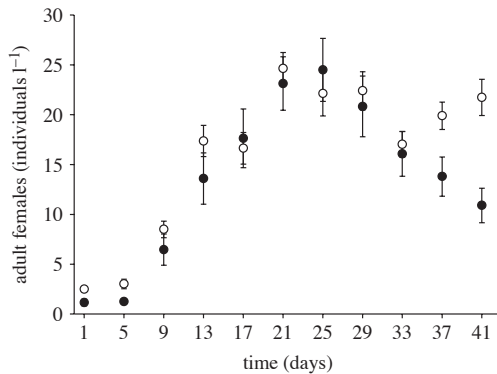


Figure 1. Population dynamics of the invasive *D. lumholtzi* (filled circles) and the native *D. pulicaria* (open circles) over time (days) in the competition experiment without predators. After an initial growth period of 8 days, sampling started on day 1. The densities of adult females (individuals l^{-1}) are shown per species as means (\pm s.e.) of the 10 competition replicates.

growth period and total experimental duration in the pilot experiments. These pre-experiments showed that approximately 40 days were optimal in the competition experiment to find the dominant species. The trends observed at that time did not reverse in longer lasting trials.

(b) Competition experiment without predators

On the starting day, 20 adult females of each of the three different clones of *D. lumholtzi* (AR, TE and LA1) and *D. pulicaria* (WF1, L9 and WR13) were introduced into each of 10 replicates (starting density: four *Daphnia* l^{-1}). The initial growth period for the *Daphnia* populations lasted 8 days. Sampling started on day 9 (corresponding to day 1 of the experiment in figure 1). Samples were taken on 2-day intervals over a period of 41 days. Every second sampling date was counted.

(c) Single-species growth experiment

To determine whether competition had affected the population sizes, mesocosms were run with each species alone (*D. lumholtzi* and *D. pulicaria*) and the resulting densities were compared with the densities from the competition experiment without predators. The three clones per species were inoculated into six single-species replicates. The starting densities (two *Daphnia* l^{-1}) were identical to the densities of each species in the competition treatment (see above). The food concentration was adjusted as described previously. The initial growth period for the *Daphnia* lasted 12 days. Sampling started on day 13 (equally to day 1 of the experiment in figure 2). Again, samples from every second sampling date were counted over a period of 45 days.

(d) Fish predation experiment

The set-up was analogous to the competition experiment without predators (see above), but fish-conditioned water was added in a circuit system to induce the defences in *Daphnia*. Two independent systems were used, each consisting of one 20 l aquarium that supported five mesocosms. Each mesocosm was filled with 20 l of medium only, to facilitate fish removal during the experiment. For the continuous kairomone supply, medium of the aquarium containing fishes

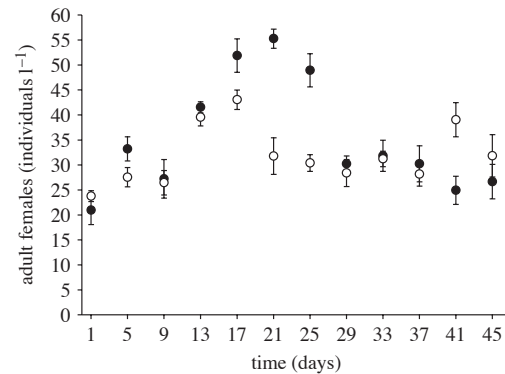


Figure 2. Population dynamics of the invasive *D. lumholtzi* (filled circles) and the native *D. pulicaria* (open circles) over time (days) in the single-species growth experiment without predators. After an initial growth period of 12 days, sampling started on day 1. The densities of adult females (individuals l^{-1}) are shown per species as means (\pm s.e.) of the six single-species replicates.

was discharged into the mesocosms by a multichannel peristaltic pump. It was pumped back into the aquarium from the other side of each tank. Fish kairomone was supplied throughout the entire experiment. The flow-through rate was adjusted to 340 $ml\ h^{-1}$ per mesocosm. The peristaltic pumps were started 1 day prior to the experiment. At the same time, each aquarium was filled with 15 l of aerated medium and stocked with 20 small *Leucaspis delineatus* (Heckel) (sunbleaks; *Cyprinidae*; length: 20–30 mm). Mortality caused a decline to 16 fishes per aquarium at the end of the experiment. We chose this relatively high concentration of predator cues to induce the morphological changes in *Daphnia*, because still little is known about the chemical compounds of the fish kairomone (Von Elert & Pohnert 2000). Five litres of the medium were renewed daily, and all fishes were fed daily with chironomids and different *Daphnia* species (*Daphnia pulex* and *Daphnia magna*).

At the starting day of the experiment, 15 adult females per clone of each species (*D. lumholtzi* and *D. pulicaria*) were inoculated into each of the 10 replicated mesocosms (starting density: 4.5 *Daphnia* l^{-1}).

To simulate natural predation and selection, we allowed fishes (juvenile sunbleaks; length: 40–60 mm) to feed freely in the mesocosms for a limited time every second day. The fishes had been naive to both *Daphnia* species prior to the experiment. After the initial growth period for the *Daphnia* populations, vertebrate predation started on day 11 (corresponding to day 1 of the experiment in figure 3). Out of 15 fishes, 10 were randomly selected and placed individually into the containers. If a fish did not start feeding within the first few minutes, it was replaced. We adjusted the predation period following direct observation to allow for a significant predation impact but to avoid depletion of all *Daphnia*. Owing to low predation, we extended the period from 10 to 30 min from day 7. After each fish predation event, samples were taken over a period of 25 days. To monitor the impact of fish foraging, every sample was analysed.

We measured *Daphnia* helmet length (HL; distance from the tip of the helmet to the upper edge of the compound eye), BL (from the upper edge of the compound eye to the base of the tail spine) and tail spine length (TL; from the base to the

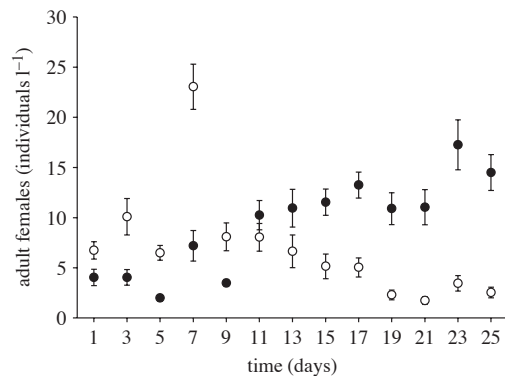


Figure 3. Population dynamics of the invasive *D. lumholtzi* (filled circles) and the native *D. pulicaria* (open circles) over time (days) in the fish predation experiment. After an initial growth period of 10 days, sampling started on day 1. The densities of adult females (individuals l^{-1}) are shown per species as means (\pm s.e.) of the 10 mixed-species replicates. Prior to sampling, fish predation took place every second day. Note that the predation period was extended on day 7.

end of the tail spine) with a digital image analysis system (Analysis Pro; Münster, Germany). Gravid females from all 10 replicates per treatment were measured on (i) an early and (ii) a late sampling date. In the competition experiment without predators (control treatment), animals were measured on days 9 and 21 (figure 1). In the experiment with fish predation (fish treatment), daphnids were measured on day 7 (after four predation events; figure 3) and day 17 (after nine predation events; figure 3). Samples with none or one adult were excluded from the analysis (at date 1: two control replicates and one fish kairomone replicate in *D. lumholtzi*; at date 2: two fish kairomone replicates in *D. pulicaria*). Prior to analysis, we calculated the relative HL ($HL/BL \times 100$) and the relative TL ($TL/BL \times 100$) to compensate for size-dependent changes in trait lengths within both species. Nested ANOVAs, with 8–10 replicates per treatment as a random factor, were performed to identify treatment effects between induced (with fish kairomone/predation) and control (without predator cues) animals per species at each date. Data were tested for normal distribution and homogeneity of variances. In a few cases, variances were not homogeneous. Since non-parametric analyses with Mann–Whitney *U*-tests did not change significances, we present here (for simplicity) the results of the nested ANOVAs.

On the last sampling date of the fish predation experiment, additional 11 samples were taken from each replicate, to assess the final clonal composition. *Daphnia* were placed in 2 ml Eppendorf tubes and frozen. For the analysis, samples were defrosted and all *Daphnia* (*n*) were identified to species under a dissecting microscope. Prior to cellulose acetate electrophoresis, individuals of the constitutively defended clone *D. lumholtzi* AR were removed (this was possible due to their higher helmets) because they are not distinguishable from the inducible clone TE based on the enzymes used. Random subsamples of 12 *Daphnia* per replicate were taken and analysed on cellulose acetate gels (Titan III; Helena Laboratories, USA), using a Tris–glycine buffer (3 g l^{-1} Trizma base, 14.4 g l^{-1} glycine; pH=8). The cellulose acetate electrophoresis was carried out following

Hebert & Beaton (1989). In test runs, a variety of enzymes had been assayed electrophoretically to find optimal polymorphisms (allozyme patterns) for the differentiation of the various clones. Six different enzymes could be expressed, but only PGI (phosphoglucose isomerase) and PGM (phosphoglucomutase) were reliably resolved and polymorphic. A tandem stain for PGM and PGI was carried out (Harris & Hopkinson 1976). Five different allozyme patterns resulted for the electrophoretically analysed clones. On the gel of replicate 2, only 11 allozyme patterns could be clearly identified. After the clonal identification by electrophoresis, we subtracted the percentage (%) of the clone *D. lumholtzi* AR from the total *Daphnia* number in each 11 replicate sample (100%). The remaining percentage then corresponded to the 12 electrophoretically examined individuals (subsample) per replicate. According to their occurrence in each subsample, the relative abundances of the five analysed clones were determined and the mean relative abundances (%) per clone were calculated. The proportions were arcsine transformed prior to analysis (Sokal & Rohlf 1995). A one-way ANOVA with a Tamhane *post hoc* test was performed to determine significant differences in the clonal abundance.

3. RESULTS

(a) Competition experiment without predators

Temporal dynamics in all replicates were similar. Both *Daphnia* species increased in density until food limitation and competition became evident. The population peaks were reached between days 21 and 25 (approx. 47 total *Daphnia* l^{-1} ; figure 1). Subsequently, the populations of both species declined during the course of competition to a mean total abundance of approximately 35 *Daphnia* l^{-1} (days 29–41). *Daphnia pulicaria* was the superior competitor and increased in density again, whereas *D. lumholtzi* declined continuously. At the end of the experiment, *D. lumholtzi* had a significantly lower abundance than *D. pulicaria* (paired *t*-tests, all d.f. = 9, day 29: $p=0.704$, day 33: $p=0.700$, day 37: $p=0.052$, day 41: $p=0.002$).

(b) Single-species growth experiment

In single-species growth, the populations of the two *Daphnia* species developed very similarly (figure 2). Both species reached distinctly higher numbers during the final experimental period of the single-species growth (figure 2) compared with the competition experiment (*t*-tests, last 4 days, *D. lumholtzi*: all d.f. = 14, all $p < 0.05$, *D. pulicaria*: all d.f. = 14 except on last but 1 day: d.f. = 7, all $p < 0.05$; figure 1), indicating that each species was negatively affected by the presence of its competitor.

(c) Fish predation experiment

The sunbleak kairomone supply induced morphological changes in both *Daphnia* species. The difference in the relative HL of *D. lumholtzi* in the fish treatment was significantly higher at both dates compared with the control (table 1). The relative HL (fish kairomone induction) in *D. lumholtzi* did not differ between the two circuit systems (nested ANOVAs, date 1: $F_{1,7}=0.06$, $p=0.806$, date 2: $F_{1,8}=1.98$, $p=0.194$). The relative TL in *D. lumholtzi*, as well as in *D. pulicaria*, was significantly longer in the fish treatment compared with the control at both dates (table 1). In comparison with the control *Daphnia*, the BL in *D. lumholtzi* remained almost equal at

Proc. R. Soc. B (2009)50

Most studies on the invasion of *D. lumholzi* in North America concentrated on water temperature to explain its establishment (e.g. Havel *et al.* 1995; Work & Gophen 1999). Lennon *et al.* (2001) found that *D. lumholzi* has a high

Table 2. Relative abundance per replicate (%) and mean relative abundance (%) of the electrophoretically analysed clones of *D. lumholtzi* and *D. pulicaria* from the fish predation experiment. Per replicate, a random subsample of 12 individuals from the total *Daphnia* number in the 1 l sample (*n*) was evaluated by cellulose acetate electrophoresis. In replicate 2, only 11 allozyme patterns could be clearly identified. Note that *D. lumholtzi* AR is the fixed spine clone.

replicate	<i>n</i>	percentage (%) of the clones					
		<i>D. lumholtzi</i>			<i>D. pulicaria</i>		
		AR	TE	LA1	WF1	L9	WR13
1	63	4.8	7.9	79.4	0	7.9	0
2	168	1.2	9.0	89.8	0	0	0
3	136	0	8.3	66.7	0	25.0	0
4	160	0.6	8.3	91.1	0	0	0
5	208	0.5	41.5	58.0	0	0	0
6	44	6.8	7.8	77.7	0	7.8	0
7	31	3.2	0	72.6	16.1	0	8.1
8	26	0	0	100.0	0	0	0
9	52	0	8.3	91.7	0	0	0
10	35	0	0	16.7	41.7	16.7	25.0
mean abundance (%)		1.7	9.1	74.4	5.8	5.7	3.3

temperature optimum between 20 and 30°C. They concluded that *D. lumholtzi* has a comparable intrinsic rate of increase to native *Daphnia* species between 20 and 25°C, but they did not test their results in direct competition between *D. lumholtzi* and native daphnids. Field enclosure competition experiments by Johnson & Havel (2001) indicated that at high densities *D. lumholtzi* suppressed the population growth rates of the smaller *D. parvula* during summer and autumn. In our study, a moderate temperature of 20°C was used to guarantee that *D. lumholtzi* has no thermal advantage over the North American *D. pulicaria*, and to exclude temperature as a relevant factor. Indeed, the expected competitive superiority of *D. pulicaria* over *D. lumholtzi* emerged in the absence of predators (figure 1). While the *D. lumholtzi* population declined in direct competition (figure 1), it had a significantly higher density in single-species growth (figure 2). Thus, competition between both species was responsible for the decline.

However, with fish predation, the dominance reversed (figure 3). The morphologically defended clones of *D. lumholtzi* now had a distinct advantage. If experiments had lasted longer, fishes might have completely extirpated the native *D. pulicaria*.

In response to predation, *Daphnia* exhibit various defensive changes of morphology, life history and behaviour evoked by chemical cues released from different predators (for a review, see Tollrian & Dodson 1999). In our study, *D. lumholtzi* responded to fish exudates by forming plastic defences (table 1). The inducible clones *D. lumholtzi* TE and LA1 produced long helmets and extended their tail spines when the fish kairomone was supplied. This is in accordance with the earlier results by Tollrian (1994) and Dzialowski *et al.* (2003; see figure 1 in the electronic supplementary material). However, the induced spines in our two inducible clones were still smaller than the constitutive features in the clone *D. lumholtzi* AR. The relative head length in the native *D. pulicaria* remained almost equal in both treatments (although significantly, but only 1% smaller in the fish treatment). The relative tail spine in *D. pulicaria* was distinctly longer in the fish treatment compared with the control (table 1). This is in accordance with the results by Dodson (1989), when he

exposed *D. pulicaria* to fish cues. Tail spines also provide a defence against fish larvae in *Daphnia* (e.g. Jacobs 1967).

Could other factors have caused the dominance of *D. lumholtzi* under fish predation? Fish selectivity is not only influenced by prey defences but may also be influenced by prey visibility (O'Brien *et al.* 1976; Zaret 1980), which in turn is affected by prey body size (Brooks & Dodson 1965; Werner & Hall 1974). Without predator cues, *D. pulicaria* was larger than *D. lumholtzi*. Dodson (1989) found in *D. pulicaria* exposed to *Lepomis* kairomones an induced smaller BL compared with control animals. Also, in our experiment *D. pulicaria* became smaller in the presence of fish kairomones and both *Daphnia* species reached a similar body size of approximately 1.5 mm (table 1). This concurs with the data published by Hu & Tessier (1995), who found similar-sized (BL at maturity) *D. pulicaria* in Gull Lake where the native species cooccurs with fishes. Thus, our foraging fishes could not have selected their prey according to the differences in prey BL. To summarize, our results indicate that the advantage of *D. lumholtzi* under fish predation cannot be attributed to body size, but to its morphological defences against fishes. Likewise, Green (1967) observed in a field study that *Alestes baremose* fed selectively on non-helmeted prey, and concluded that helmeted forms of *D. lumholtzi* are at an advantage in the presence of fishes. Similarly, permanent spines (head and tail spines) in other zooplankton species have been shown to protect against fish predation (Zaret 1972; Barnhisel 1991).

The fishes in our study were large enough to, and obviously able to, consume both *Daphnia* species. Thus, the body enlargement by the spines cannot provide the main defensive effect for *D. lumholtzi*. In our predation experiments, we observed that the spined *D. lumholtzi* were attacked equally often in the beginning when the fishes were naive to this type of prey. However, *D. lumholtzi* were often expelled by the sunbleaks and generally survived these attacks (K. Engel 2003, personal observations). Thereafter, the fishes avoided attacking the spiny prey. A selective advantage at vertebrate predation has been shown in previous studies. Swaffar & O'Brien (1996) found that juvenile bluegill sunfish (20–35 mm) repelled

more and consumed fewer *D. lumholtzi* than similar-sized *D. magna*. Similarly, Kolar & Wahl (1998) determined in juvenile *Lepomis* a selective advantage of *D. lumholtzi* over equal body-sized *D. pulex*. Capture efficiencies of bluegill (less than 50 mm) were lower and handling times were longer when feeding on *D. lumholtzi* compared with the native species. Larger *Lepomis* (more than 50 mm) consumed the exotic species but still had lower capture efficiencies compared with *D. pulex*.

The argument that inducible defences present a key factor for the invasion provides an alternative explanation for the observed correlation between the abundance of *D. lumholtzi* and water temperature (e.g. Lennon *et al.* 2001; Havel & Graham 2006). This correlation may be an artefact since the intensity of fish predation also is distinctly correlated with temperature (e.g. Gliwicz & Pijanowska 1989). Fish larvae and young fishes exert the highest predation pressure on zooplankton. Predation usually peaks in the summer when young fishes are abundant (Gliwicz & Pijanowska 1989). The seasonal appearance of *D. lumholtzi* during summer (e.g. Work & Gophen 1999) concurs with the period of the highest fish predation. Predators are common in invaded North American waters and the species interaction might change in favour of *D. lumholtzi*. The decline during autumn occurs when fish predation is relatively low again (Lienesch & Gophen 2001) and, following from our competition experiment, native cladocerans may be better competitors. Field enclosure experiments by De Mott (1983) demonstrated the competitive prowess of *D. pulicaria* against other native *Daphnia* species during late summer and autumn. However, we do not argue that the inducible defence is the only factor facilitating the invasion of *D. lumholtzi* in North America. Certainly, high temperatures can also have an influence, as invasions follow a match between attributes of the alien species and the invaded ecosystems (e.g. Shea & Chesson 2002; Facon *et al.* 2006). Current global climate change may favour range expansions of exotics (Dukes & Mooney 1999), as native species may be increasingly stressed by altered ecosystem properties and processes (e.g. elevated temperatures).

Under our fish predation conditions, the inducible, phenotypically plastic clone *D. lumholtzi* LA1 eventually dominated the five other clones (table 2). Although *D. lumholtzi* AR had the longest defence features, it did not gain an advantage. This constitutively defended clone shows a slower population growth rate and possibly is better adapted to higher fish densities. Thus, our results support the suggestion that phenotypic plasticity in invading species can be a crucial factor for their establishment in new regions (Agrawal 2001; Ghalambor *et al.* 2007). Phenotypically plastic species may adequately adapt to varying abiotic (e.g. climate) and biotic (e.g. competition and predation) conditions (reviewed in Tollrian & Harvell (1999) and Miner *et al.* (2005)). As a result, plasticity may distinctively alter interactions on population, community or ecosystem levels.

The effect of the invasive *D. lumholtzi* on higher trophic levels of the natural community may differ depending on the mechanism of its success. If thermal tolerance is the main mechanism, it may simply fill a vacant thermal niche during summer. In this case, the invasion might actually be a benefit for fish communities by providing food during

times of scarcity. By contrast, if, as suggested by Tollrian (1994) and this study, a defence against fishes is an important mechanism, *D. lumholtzi* could replace native species and might have a negative effect on the fish populations, especially during times when young fishes require abundant food.

While synergies between biological invasions and global change (e.g. climate change) have been widely discussed in recent years (Dukes & Mooney 1999; reviewed by Chown & Gaston 2008), few studies have analysed the importance of phenotypic plasticity for the invasion process (e.g. Chown *et al.* 2007). Here, we showed a predator-mediated superiority of the invasive *D. lumholtzi*. We demonstrated that the inducible defence in *D. lumholtzi* can cause a switch in dominance. The formation of an effective phenotypically plastic defence against fish predation may represent a key adaptation for the successful invasion. Our work provides initial support for the relevance of phenotypic plasticity in defensive traits for successful invasions and cautions against monocausal explanations.

We thank W. Gabriel for encouragement and discussion, M. Kredler and R. Selmeier for their assistance in the laboratory, C. Laforsch for the permission to use his scanning electron micrograph and J. Jeschke and J. Havel for their comments on the manuscript. We also thank A. Magurran and two anonymous reviewers for their helpful comments and suggestions. This work was partially supported by a PhD grant from the Hanns Seidel Foundation.

REFERENCES

- Agrawal, A. A. 2001 Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* **294**, 321–326. (doi:10.1126/science.1060701)
- Baker, S. M. & Levinton, J. S. 2003 Selective feeding by three native North American freshwater mussels implies food competition with zebra mussels. *Hydrobiologia* **505**, 97–105. (doi:10.1023/B:HYDR.0000007298.52250.99)
- Barnhisel, D. R. 1991 The caudal appendage of the cladoceran *Bythotrephes cederstroemi* as defense against young fish. *J. Plankton Res.* **13**, 529–537. (doi:10.1093/plankt/13.3.529)
- Benzie, J. A. H. 1988 The systematics of Australian *Daphnia* (Cladocera: *Daphniidae*). Species descriptions and keys. *Hydrobiologia* **166**, 95–161. (doi:10.1007/BF00028632)
- Brooks, J. L. & Dodson, S. I. 1965 Predation, body size and composition of plankton. *Science* **150**, 28–35. (doi:10.1126/science.150.3692.28)
- Byers, J. E. 2000 Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* **81**, 1225–1239. (doi:10.1890/0012-9658(2000)081[1225:CBTESI]2.0.CO;2)
- Chown, S. L. & Gaston, K. J. 2008 Macrophysiology for a changing world. *Proc. R. Soc. B* **275**, 1469–1478. (doi:10.1098/rspb.2008.0137)
- Chown, S. L., Slabber, S., McGeoch, M. A., Janion, C. & Leinaas, H. P. 2007 Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proc. R. Soc. B* **274**, 2531–2537. (doi:10.1098/rspb.2007.0772)
- De Mott, W. R. 1983 Seasonal succession in a natural *Daphnia* assemblage. *Ecol. Monogr.* **53**, 321–340. (doi:10.2307/1942534)
- Dodson, S. I. 1989 The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-induced morphology in *Daphnia*. *Oecologia* **78**, 361–367. (doi:10.1007/BF00379110)

- Dukes, J. S. & Mooney, H. A. 1999 Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.* **14**, 135–139. (doi:10.1016/S0169-5347(98)01554-7)
- Dzialowski, A. R., Lennon, J. T., O'Brien, W. J. & Smith, V. H. 2003 Predator-induced phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholzi*. *Freshw. Biol.* **48**, 1593–1602. (doi:10.1046/j1365-2427.2003.01111.x)
- Facon, B., Genton, B. J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A. & David, P. 2006 A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol. Evol.* **21**, 130–135. (doi:10.1016/j.tree.2005.10.012)
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P. & Reznick, D. N. 2007 Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* **21**, 394–407. (doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x)
- Gliwicz, Z. M. & Pijanowska, J. 1989 The role of predation in zooplankton succession. In *Plankton ecology: succession in plankton communities* (ed. U. Sommer), pp. 253–296. Berlin, Germany: Springer.
- Green, J. 1967 The distribution and variation of *Daphnia lumholzi* (Crustacea: Cladocera) in relation to fish predation in Lake Albert, East Africa. *J. Zool. Lond.* **151**, 181–197.
- Hager, H. A. 2004 Competitive effect versus competitive response of invasive and native wetland plant species. *Oecologia* **139**, 140–149. (doi:10.1007/s00442-004-1494-6)
- Harris, H. & Hopkinson, D. A. 1976 *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. Amsterdam, The Netherlands: North-Holland.
- Havel, J. E. & Graham, J. L. 2006 Complementary population dynamics of exotic and native *Daphnia* in North American reservoir communities. *Arch. Hydrobiol.* **167**, 245–264. (doi:10.1127/0003-9136/2006/0167-0245)
- Havel, J. E. & Hebert, P. D. N. 1993 *Daphnia lumholzi* in North America: another exotic zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **38**, 1823–1827.
- Havel, J. E. & Shurin, J. B. 2004 Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **49**, 1229–1238.
- Havel, J. E., Mabee, W. R. & Jones, J. R. 1995 Invasion of the exotic cladoceran *Daphnia lumholzi* into North American reservoirs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**, 151–160. (doi:10.1139/f95-015)
- Hebert, P. D. N. 1995 *The Daphnia of North America: an illustrated Fauna*. CD-ROM, distributed by the author. Ontario, Canada: University of Guelph.
- Hebert, P. D. N. & Beaton, M. J. 1989 *Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetate electrophoresis*. Beaumont, TX: Helena Laboratories.
- Holzapfel, A. M. & Vinebrooke, R. D. 2005 Environmental warming increases invasion potential of alpine lake communities by imported species. *Global Change Biol.* **11**, 2009–2015. (doi:10.1111/j.1365-2486.2005.01057.x)
- Hu, S. S. & Tessier, A. J. 1995 Seasonal succession and the strength of intra- and interspecific competition in a *Daphnia* assemblage. *Ecology* **76**, 2278–2294. (doi:10.2307/1941702)
- Jacobs, J. 1967 Untersuchungen zur Funktion und Evolution der Zyklomorphose bei *Daphnia*, mit besonderer Berücksichtigung der Selektion durch Fische. *Arch. Hydrobiol.* **62**, 467–541.
- Jeschke, J. M. & Strayer, D. L. 2005 Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **102**, 7198–7202. (doi:10.1073/pnas.0501271102)
- Jeschke, J. M. & Tollrian, R. 2000 Density-dependent effects of prey defences. *Oecologia* **123**, 391–396. (doi:10.1007/s004420051026)
- Johnson, J. L. & Havel, J. E. 2001 Competition between native and exotic *Daphnia*: *in situ* experiments. *J. Plankton Res.* **23**, 373–387. (doi:10.1093/plankt/23.4.373)
- Kaufman, S. R. & Smouse, P. E. 2001 Comparing indigenous and introduced populations of *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake: response of seedlings to water and pH levels. *Oecologia* **127**, 487–494. (doi:10.1007/s004420000621)
- Kolar, C. S. & Lodge, D. M. 2001 Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* **16**, 199–204. (doi:10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Kolar, C. S. & Wahl, D. H. 1998 Daphnid morphology deters fish predators. *Oecologia* **116**, 556–564. (doi:10.1007/s004420050621)
- Lennon, J. T., Smith, V. H. & Williams, K. 2001 Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholzi* and implications for invasion success. *J. Plankton Res.* **23**, 425–434. (doi:10.1093/plankt/23.4.425)
- Lienesch, P. W. & Gophen, M. 2001 Predation by inland silversides on an exotic cladoceran, *Daphnia lumholzi*, in Lake Texoma, U.S.A. *J. Fish Biol.* **59**, 1249–1257. (doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb00189.x)
- Lodge, D. M. 1993 Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.* **8**, 133–137. (doi:10.1016/0169-5347(93)90025-K)
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. A. 2000 Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* **10**, 689–710. (doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Millennium Ecosystem Assessment 2005 *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. Washington, DC: World Resources Institute.
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K. & Relyea, R. A. 2005 Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 685–692. (doi:10.1016/j.tree.2005.08.002)
- O'Brien, W. J., Slade, N. A. & Vinyard, G. L. 1976 Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* **57**, 1304–1310. (doi:10.2307/1935055)
- Orians, G. H. 1986 Site characteristics favoring invasions. In *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (eds H. A. Mooney & J. A. Drake), pp. 133–148. New York, NY: Springer.
- Parker, I. M., Rodriguez, J. & Loik, M. E. 2003 An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conserv. Biol.* **17**, 59–72. (doi:10.1046/j.1523-1739.2003.02019.x)
- Sakai, A. K. *et al.* 2001 The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **32**, 305–332. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037)
- Schulze, P. C., Gillespie, J. H., Womble, J. R. & Silen, A. F. 2006 The effect of suspended sediments on Lake Texoma *Daphnia*: field distributions and *in situ* incubations. *Freshw. Biol.* **51**, 1447–1457. (doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01579.x)
- Sexton, J. P., McKay, J. K. & Sala, A. 2002 Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecol. Appl.* **12**, 1652–1660. (doi:10.1890/1051-0761(2002)012[1652:PAGDMA]2.0.CO;2)
- Shea, K. & Chesson, P. 2002 Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 170–176. (doi:10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995 *Biometry*, 3rd edn. New York, NY: Freeman.
- Sorensen, K. H. & Sterner, R. W. 1992 Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholzi*. *Freshw. Biol.* **28**, 257–262. (doi:10.1111/j.1365-2427.1992.tb00582.x)

- Stachowicz, J. J., Terwin, J. R., Whitlatch, R. B. & Osman, R. W. 2002 Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **99**, 15 497–15 500. (doi:10.1073/pnas.242437499)
- Swaffar, S. M. & O'Brien, W. J. 1996 Spines of *Daphnia lumholtzi* create feeding difficulties for juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *J. Plankton Res.* **18**, 1055–1061. (doi:10.1093/plankt/18.6.1055)
- Tollrian, R. 1994 Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars). *Arch. Hydrobiol.* **130**, 69–75.
- Tollrian, R. & Dodson, S. I. 1999 Inducible defenses in *Cladocera*. In *The ecology and evolution of inducible defenses* (eds R. Tollrian & C. D. Harvell), pp. 177–202. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tollrian, R. & Harvell, C. D. 1999 *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Vilà, M. & Weiner, J. 2004 Are invasive plants species better competitors than native plant species?—evidence from pair-wise experiments. *Oikos* **105**, 229–238. (doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12682.x)
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M. & Westbrooks, R. 1997 Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zeal. J. Ecol.* **21**, 1–16.
- Von Elert, E. & Pohnert, G. 2000 Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach. *Oikos* **88**, 119–128. (doi:10.1034/j.1600-0706.2000.880114.x)
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002 Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389–395. (doi:10.1038/416389a)
- Werner, E. E. & Hall, D. J. 1974 Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* **55**, 1042–1052. (doi:10.2307/1940354)
- Work, K. A. & Gophen, M. 1999 Environmental variability and the population dynamics of the exotic *Daphnia lumholtzi* and native zooplankton in Lake Texoma, U.S.A. *Hydrobiologia* **405**, 11–23. (doi:10.1023/A:1003742709605)
- Zaret, T. M. 1972 Predator–prey interaction in a tropical lacustrine ecosystem. *Ecology* **53**, 248–257. (doi:10.2307/1934078)
- Zaret, T. M. 1980 *Predation and freshwater communities*. New Haven, CT: Yale University Press.

Elektronisches Zusatzmaterial zum Artikel (electronic supplementary material): Data Supplement

Das elektronische Zusatzmaterial zum Artikel ist verfügbar unter
<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/276/1663/1865/suppl/DC1>
 oder unter <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.1861>

PROCEEDINGS
OF
THE ROYAL SOCIETY

B
BIOLOGICAL
SCIENCES

[Home](#) | [Current issue](#) | [Past issues](#) | [Submit](#) | [Subscribe](#) | [Alerts](#)

Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America?

Data Supplement

Files in this Data Supplement:

Scanning electron micrograph showing two morphs of the same *D. lumholtzi* clone. - The individual on the left was exposed to chemical cues exuded by fish (induced) and the individual on the right was not (control) (photo credit C. Laforisch).

This Article

Published online before print February 25, 2009,
doi:
10.1098/rspb.2008.1861
22 May 2009 vol. 276
no. 1663 1865-1873

- Abstract **Free**
- Full Text **Free**
- Full Text (PDF) **Free**
- » **Data Supplement**



Die Abbildung 1 im elektronischen Zusatzmaterial ist verfügbar unter
<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/suppl/2009/02/20/rspb.2008.1861.DC1/rspb20081861supp01.jpg>

4

Competitive ability, thermal tolerance and invasion success in exotic *Daphnia lumholtzi*

Engel K, Tollrian R. (2012)

***Journal of Plankton Research* 34, 92-97.**

SHORT COMMUNICATION

Competitive ability, thermal tolerance and invasion success in exotic *Daphnia lumholtzi*KATHARINA ENGEL¹* AND RALPH TOLLRIAN²¹DEPARTMENT OF BIOLOGY II, LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITY MUNICH, GROSSHADERNER STRASSE 2, D-82152 PLANEGG-MARTINSRIED, GERMANY AND²ANIMAL ECOLOGY, EVOLUTION AND BIODIVERSITY, RUHR-UNIVERSITY BOCHUM, UNIVERSITAETSSTRASSE 150, D-44780 BOCHUM, GERMANY

*CORRESPONDING AUTHOR: katharina_engel@gmx.net

Received May 11, 2011; accepted in principle September 4, 2011; accepted for publication September 8, 2011

Corresponding editor: Beatrix E. Beisner

We performed laboratory competition experiments with the invasive *Daphnia lumholtzi* and native North American *Daphnia pulicaria* at three temperatures. *Daphnia pulicaria* was the superior competitor at 20 and 24°C, while this dominance pattern shifted at 28°C. This observation of a temperature-mediated shift in competitive dominance suggests that a high thermal tolerance in *D. lumholtzi* has favoured its successful invasion in southern areas of North America. Combined with benefits of inducible defences, our work suggests a multi-faceted explanation for this invader's success.

KEYWORDS: biological invasion; climate change; competition; invasive species; thermal tolerance

The zooplankton species *Daphnia lumholtzi* (DL) Sars, which is native to tropical and subtropical Africa, Asia and Australia, successfully invaded North America. In 1990, DL was detected in Texas and Missouri, probably accidentally introduced by stocking of African fish (Sorensen and Sterner, 1992; Havel and Hebert, 1993). It has since rapidly invaded the south-eastern and mid-western USA, and DL is now found in freshwaters across the continental USA.

Most prior studies aiming to identify mechanisms for this successful invasion focused on warm water temperatures during summer (Work and Gophen, 1999; Havel and Graham, 2006). In invaded waters, DL typically does not appear until late spring. High summer temperatures coincide with population peaks of DL and

declines of native zooplankters. The exotic has lower densities in late autumn and becomes rare (or absent) in winter. In contrast, peak abundances of natives occur in spring and late autumn/winter. Thus, their population dynamics tend to be complementary (Kolar *et al.*, 1997; Havel and Graham, 2006), suggesting that DL may fill a 'vacant' thermal niche during summer (East *et al.*, 1999; Havens *et al.*, 2000) owing to a high thermal tolerance due to its subtropical origin. Life table experiments indicated that DL tolerates temperatures from 5 to 30°C, having a high thermal optimum between 20 and 30°C (Lennon *et al.*, 2001). Temperature experiments with DL genotypes from Lake Texoma suggest clonal differences in thermal tolerance (Frisch and Weider, 2010). Work and Gophen (Work and Gophen, 1999)

proposed little competitive impact of DL on native zooplankton because of a short seasonal overlap. However, field enclosure experiments indicated some competitive effects between DL and native *Daphnia parvula* in summer and autumn (Johnson and Havel, 2001).

Our main questions were: (i) is temperature a relevant factor for the invasion success of DL? (ii) Is DL competitively superior to native *Daphnia* at temperatures which are non-lethal to the native species? We performed laboratory experiments with different clones of the invasive DL and the native North American *Daphnia pulicaria* (DP) Forbes under three thermal scenarios (20, 24 and 28°C). We expected the native DP to perform better than DL at moderate temperatures with DL showing better performance at the highest temperature (summer conditions).

We used the same six *Daphnia* clones as Engel and Tollrian (Engel and Tollrian, 2009). The three DL clones (mean body length ~ 1.4 – 1.6 mm) were isolated from Canyon Lake, Arizona (clone AR), Fairfield Reservoir, Texas (TE) and Atchafalaya River Basin, Louisiana (LA1). DP is the most common native daphnid, found in lakes from Mexico to the Arctic (Hebert, 1995). Some lakes with DP have been invaded by DL (Schulze *et al.*, 2006), with future range expansion of DL potentially increasing overlap. Our three DP clones (WF1, L9 and WR13; mean body length ~ 1.7 – 1.9 mm) were isolated from Gull Lake, Michigan.

We performed laboratory competition experiments in batch culture at three temperatures in containers filled with 30 L of artificial medium (Jeschke and Tollrian, 2000; Engel and Tollrian, 2009). Containers (32 L, white polyethylene) were maintained in climate

chambers under 15:9 h light:dark at 20, 24 or 28°C ($\pm 1^\circ\text{C}$).

Daphnia were reared in single-clone cultures at the respective experimental temperature (except 28°C treatment: reared at 24°C and transferred to 28°C at beginning of the experiment). To set up the populations, adult females with different stages of egg development (eggs, embryos, filled ovaries) were randomly chosen from each of the six clones. For each clone, we mixed 15 adult females with broods and 5 with filled ovaries (20 in total) to ensure continuous reproduction. Table I outlines the experimental design with the treatments: competition (DL and DP grown together: 6–10 replicates) and single-species controls (DL, DP grown alone: 3–6 replicates) crossed with three temperatures (20, 24 and 28°C). Pilot studies indicated that a 40–50-day period was sufficient to reveal a dominant species: populations tended to reach relatively stable densities and the trends did not reverse in longer trials (unpublished data).

Daphnia in cultures and experiments were fed every 2 days with *Scenedesmus obliquus*. Food concentration was determined by the optical absorbance of the algal suspension at 800 nm (photometer) with a *Scenedesmus* calibration curve relating optical density to carbon (C) content. During the initial growth period (Table I), only 0.4 mg C L^{-1} of *Scenedesmus* were fed every second day, to avoid algal sedimentation. Once *Daphnia* had attained higher densities (visual inspection), algae was added every 48 h at 0.6 mg C L^{-1} thereafter.

Beginning on day 1 of the experiments (Table I), 10% of the entire volume per replicate was sampled and replaced by new medium every 48 h. Zooplankton

Table I: Experimental design for the current study showing the different treatments (competition (COMP): DL and DP grown together) and single-species growth (SSG) controls: DL/DP grown alone) at the three temperatures, the number of inoculated clones, the initial Daphnia density per replicate, the number of replicates per treatment, the initial growth period, the sampling period and the total experimental period

Experimental temperature	20°C			24°C			28°C		
	COMP DL+DP	SSG DL	SSG DP	COMP DL+DP	SSG DL	SSG DP	COMP DL+DP	SSG DL	SSG DP
Number of inoculated clones (20 ind. per clone)	6	3	3	6	3	3	6	3	3
Initial <i>Daphnia</i> density per replicate (total ind. L^{-1})	4	2	2	4	2	2	4	2	2
Number of replicates (mesocosms) per treatment	10	6	6	6	3	3	6	3	2 ^a
Initial growth period (days without sampling)	8	12	12	8	8	8	8	8	8
Sampling period (sampling days, starting on day 1, after initial growth)	41	45	45	49	49	49	49	49	49
Total experimental period	49	57	57	57	57	57	57	57	57

^aOnly two DP controls could be carried out due to insufficient individuals in one DP clone.

were collected after gently mixing the container and by combining three filtered 1 L sub-samples (100 μm mesh) into a composite sample and preserving in 70% ethanol. All *Daphnia* of every second sampling date were identified and counted under a dissecting microscope and assigned to life history categories (adult females, juvenile females and males). Density curves were analysed based on adult females.

Statistical analyses were done for each temperature separately. Densities (adult females L^{-1}) of each *Daphnia* species in competition were compared on each of the last four sampling dates using paired *t*-tests (non-independent data as the two species grew together). To test if competitors' presence had a significant effect on the population density of the focal species, independent-sample *t*-tests were performed by species comparing abundances with and without the competitor on each of the same dates.

In competition at 20°C, DP became the superior competitor (Fig. 1A). Both *Daphnia* species increased in density and reached peaks between days 21 and 25. Thereafter, both populations declined (days 29–33). DP increased in density again, while DL declined (until day 41). At the end of the experiment, DL had a significantly lower abundance than DP (Fig. 1A; paired *t*-tests, all $df=9$, days 29 and 33: both $P>0.05$, day 37: $t=-2.239$, $P=0.052$, day 41: $t=-4.271$, $P=0.002$). In single-species growth at 20°C, both *Daphnia* populations developed very similarly (Fig. 1B) with both attaining significantly higher densities (Fig. 1B) compared with the competition treatment (Fig. 1A; *t*-tests, last 4 days: DL: all $df=14$, all $P<0.05$, DP: all $df=14$ except for second-last date: $df=7$, all $P<0.05$), indicating that both were negatively affected by the presence of the competitor.

In competition at 24°C, DP again was the superior competitor (Fig. 2A). Initially, DL was more abundant (>2 -fold) than DP, attaining its maximum observed density on day 21. During the second half of the experiment, DL declined strongly, while DP increased. At the end of the experiment, DL had a significantly lower abundance than DP (Fig. 2A; paired *t*-tests, all $df=5$, days 37 and 41: both $P>0.05$, day 45: $t=-0.2021$, $P=0.099$, day 49: $t=-8.393$, $P<0.001$). In single-species growth at 24°C, DL attained significantly higher densities when reared alone (Fig. 2B; *t*-tests, last 4 days: DL: all $df=7$, all $P<0.05$), while DP reached nearly equally high densities (Fig. 2A) as alone (Fig. 2B) and the difference between treatments was only significant on the last day (Fig. 2B; *t*-tests, last 4 days: DP: all $df=7$, all $P>0.05$ except on day 49: $P<0.05$).

In competition at 28°C, DP was no longer dominant (Fig. 3A). A first peak in the *Daphnia* populations

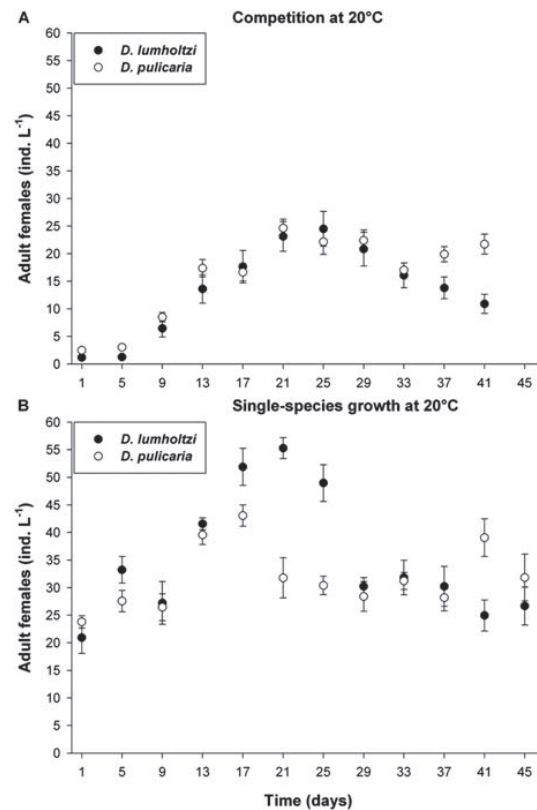


Fig. 1. Population densities of the invasive *D. lumholtzi* and the North American *D. pulicaria* (A) in competition and (B) in single-species growth at 20°C. Day 1 is the first sampling day of the experiment. The initial growth period is not shown. The densities of adult females (ind. L^{-1}) are shown per species as means (\pm SE) of (A) 10 competition replicates and (B) 6 single-species (control) replicates. Redrawn from Engel and Tollrian (2009).

occurred on day 9, somewhat earlier than at cooler temperatures (Figs 1A and 2A). Afterwards, both populations declined (days 13–17) followed by DP abundance remaining low and an increase in DL (until day 49). At the end of the experiment, DL had a higher abundance (>2 -fold) than DP, albeit non-significant (Fig. 3A; paired *t*-tests, all $df=5$, days 37–49: all $P>0.05$). In single-species growth at 28°C, both species attained significantly higher densities (Fig. 3B) compared with the competition treatment (Fig. 3A; *t*-tests, last 4 days: DL: all $df=7$, days 37 and 45: both $P<0.05$, days 41 and 49: both $P>0.05$, DP: all $df=6$, days 37 and 49: both $P>0.05$, days 41 and 45: $P<0.05$).

Our results support the assumption that temperature is a relevant factor for the invasion success (Work and Gophen, 1999; Havel and Graham, 2006). We found a temperature-related shift in dominance between the native DP and the subtropical invader DL. Higher

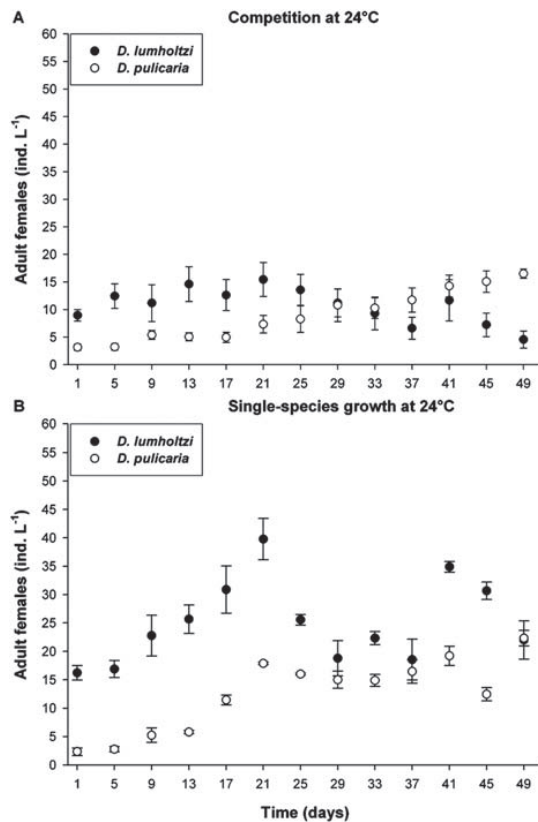


Fig. 2. Population densities of the invasive *D. lumholtzi* and the North American *D. pulicaria* (A) in competition and (B) in single-species growth at 24°C. Day 1 is the first sampling day of the experiment. The initial growth period is not shown. The densities of adult females (ind. L⁻¹) are shown per species as means (\pm SE) of (A) 6 competition replicates and (B) 3 control replicates.

experimental temperature (28°C) favoured DL, which was otherwise competitively inferior to DP (at 20 and 24°C). *In situ* enclosure competition experiments indicated that at high densities DL suppressed population growth rates of native *D. parvula* during warm summer and autumn conditions (Johnson and Havel, 2001). Lennon *et al.* (Lennon *et al.*, 2001) concluded from their life table experiments that DL has a similar reproductive rate as indigenous *Daphnia* between 20 and 25°C, but that it may out-compete some natives above 25°C. This suggestion is supported by our direct competition experiments. Our results are also in accordance with, and may at least partially explain, observed abundances in the field, where native *Daphnia* species dominate in the zooplankton communities at temperatures up to 25°C and DL dominates above 25°C (East *et al.*, 1999; Havel and Graham, 2006). Many temperate *Daphnia* typically have a thermal optimum between 20 and 25°C (Moore *et al.*,

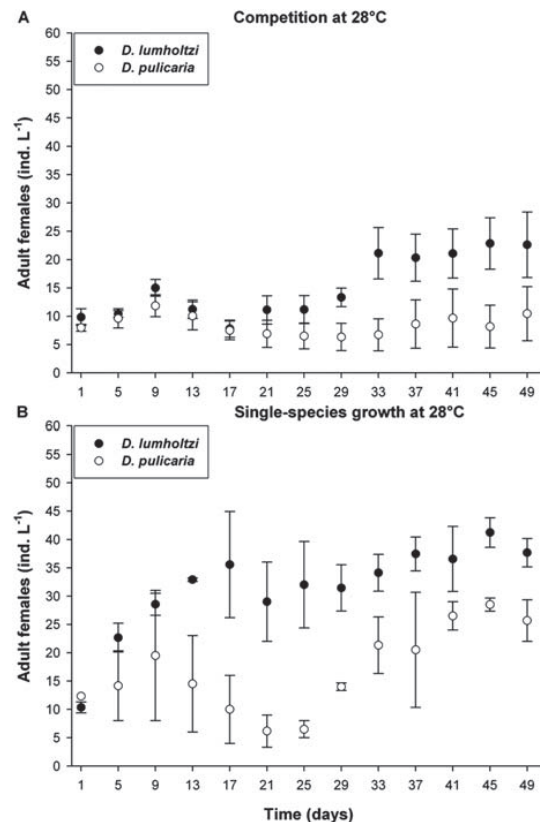


Fig. 3. Population densities of the invasive *D. lumholtzi* and the North American *D. pulicaria* (A) in competition and (B) in single-species growth at 28°C. Day 1 is the first sampling day of the experiment. The initial growth period is not shown. The densities of adult females (ind. L⁻¹) are shown per species as means (\pm SE) of (A) 6 competition replicates, and (B) 3 *D. lumholtzi* and 2 *D. pulicaria* control replicates.

1996; Mitchell *et al.*, 2004) as also reported for DP (Folt *et al.*, 1999; Bernot *et al.*, 2006), presumably enabling it to dominate in competition at 20 and 24°C.

However, DP performed better than expected in competition at the warmest temperature (28°C). Havens *et al.* (Havens *et al.*, 2000) found a temperature optimum for DL at 29°C. This value is considerably higher than the thermal optima reported for most temperate crustaceans (Moore *et al.*, 1996; Mitchell *et al.*, 2004). A temperature of 30°C is reported to be stressful for DP as juveniles suffered 100% mortality before reproduction (Folt *et al.*, 1999). As summer water temperatures may rise up to 30°C in the southern parts of North America (Johnson and Havel, 2001; Havel and Graham, 2006), this may become more stressful for many native zooplankters (Moore *et al.*, 1996), while it is still within the temperature tolerance range of DL (Lennon *et al.*, 2001; Frisch and Weider, 2010).

According to these findings, it seems likely that the competitive dominance should be more clearly shifted towards DL above 28°C. Furthermore, in our study competition acted at all three temperatures with single-species densities (DL and DP) consistently higher than densities in the competition treatments. Thus, from our results DL cannot fill an empty thermal niche until temperatures reach somewhere between 26 and 28°C as suggested might occur during summer succession (Kolar *et al.*, 1997).

Habitat matching between demands of exotic species and properties of the invaded ecosystems has often been reported to have facilitated the colonization success of invading species (Shea and Chesson, 2002; Facon *et al.*, 2006). However, a tolerance of high temperatures may not solely account for the invasion success of DL. In invaded North American waters, planktivorous fish predation also correlates with temperature (Kolar *et al.*, 1997; Lienesch and Gophen, 2001). Earlier experiments showed that fish predation is relevant, as DL formed inducible defences against fishes giving it an advantage over DP even at 20°C (Engel and Tollrian, 2009), although here we show no clear thermal benefit until 28°C. The combined results support the relevance of both fish predation and temperature for the invasion success of DL. Note that the results may not apply to all native North American *Daphnia* species/clones and additional studies with more species are needed. Finally, climate warming may increasingly favour range expansions of exotics (Dukes and Mooney, 1999; Walther *et al.*, 2002). As resident native species are likely to be more temperature-stressed (Moore *et al.*, 1996; Holzapfel and Vinebrooke, 2005), high thermal tolerances may tip the balance of dominance favouring warm-adapted invaders.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank M. Kredler, E. Osipova and J. Engel for help during the experiments; J. Havel, W. Gabriel, C. Laforsch and J. Jeschke for discussions and comments to the manuscript; J. Elser, K. Sorensen, R. Sterner and C. Ramcharan for providing the *D. lumholtzi* clones; and A. Tessier for providing the *D. pulicaria* clones. We also thank Associate Editor B. Beisner and two anonymous reviewers for their valuable suggestions.

FUNDING

This work was supported by PhD grants from the Hanns-Seidel-Foundation; and from the Ludwig-Maximilians-University Munich (HWP) to K.E.

REFERENCES

- Bernot, R. J., Dodds, W. K., Quist, M. C. *et al.* (2006) Temperature and kairomone induced life history plasticity in coexisting *Daphnia*. *Aquat. Ecol.*, **40**, 361–372.
- Dukes, J. S. and Mooney, H. A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders?. *Trends Ecol. Evol.*, **14**, 135–139.
- East, T. L., Havens, K. E., Rodusky, A. J. *et al.* (1999) *Daphnia lumholtzi* and *Daphnia ambigua*: population comparisons of an exotic and a native cladoceran in Lake Okeechobee, Florida. *J. Plankton Res.*, **21**, 1537–1551.
- Engel, K. and Tollrian, R. (2009) Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America?. *Proc. R. Soc. B.*, **276**, 1865–1873.
- Facon, B., Genton, B. J., Shykoff, J. *et al.* (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol. Evol.*, **21**, 130–135.
- Folt, C. L., Chen, C. Y., Moore, M. V. *et al.* (1999) Synergism and antagonism among multiple stressors. *Limnol. Oceanogr.*, **44**, 864–877.
- Frisch, D. and Weider, L. J. (2010) Seasonal shifts in genotype frequencies in the invasive cladoceran *Daphnia lumholtzi* in Lake Texoma, USA. *Freshwater Biol.*, **55**, 1327–1336.
- Havel, J. E. and Graham, J. L. (2006) Complementary population dynamics of exotic and native *Daphnia* in North American reservoir communities. *Arch. Hydrobiol.*, **167**, 245–264.
- Havel, J. E. and Hebert, P. D. N. (1993) *Daphnia lumholtzi* in North America: another exotic zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 1823–1827.
- Havens, K. E., East, T. L., Marcus, J. *et al.* (2000) Dynamics of the exotic *Daphnia lumholtzi* and native macro-zooplankton in a subtropical chain-of-lakes in Florida, USA. *Freshwater Biol.*, **45**, 21–32.
- Hebert, P. D. N. (1995) *The Daphnia of North America: An Illustrated Fauna*. CD-ROM. University of Guelph, Ontario, Canada.
- Holzapfel, A. M. and Vinebrooke, R. D. (2005) Environmental warming increases invasion potential of alpine lake communities by imported species. *Glob. Change Biol.*, **11**, 2009–2015.
- Jeschke, J. M. and Tollrian, R. (2000) Density-dependent effects of prey defences. *Oecologia*, **123**, 391–396.
- Johnson, J. L. and Havel, J. E. (2001) Competition between native and exotic *Daphnia*: *in situ* experiments. *J. Plankton Res.*, **23**, 373–387.
- Kolar, C. S., Boase, J. C., Clapp, D. F. *et al.* (1997) Potential effect of invasion by an exotic zooplankton, *Daphnia lumholtzi*. *J. Freshwater Ecol.*, **12**, 521–530.
- Lennon, J. T., Smith, V. H. and Williams, K. (2001) Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success. *J. Plankton Res.*, **23**, 425–434.
- Lienesch, P. W. and Gophen, M. (2001) Predation by inland silversides on an exotic cladoceran, *Daphnia lumholtzi*, in Lake Texoma, USA. *J. Fish Biol.*, **59**, 1249–1257.
- Mitchell, S. E., Halves, J. and Lampert, W. (2004) Coexistences of similar genotypes of *Daphnia magna* in intermittent populations: response to thermal stress. *Oikos*, **106**, 469–478.
- Moore, M. V., Folt, C. L. and Stemberger, R. S. (1996) Consequences of elevated temperatures for zooplankton assemblages in temperate lakes. *Arch. Hydrobiol.*, **135**, 289–319.
- Schulze, P. C., Gillespie, J. H., Womble, J. R. *et al.* (2006) The effect of suspended sediments on Lake Texoma *Daphnia*: field distributions and *in situ* incubations. *Freshwater Biol.*, **51**, 1447–1457.

- Shea, K. and Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.*, **17**, 170–176.
- Sorensen, K. H. and Sterner, R. W. (1992) Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biol.*, **28**, 257–262.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P. *et al.* (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.
- Work, K. A. and Gophen, M. (1999) Environmental variability and the population dynamics of the exotic *Daphnia lumholtzi* and native zooplankton in Lake Texoma, USA. *Hydrobiologia*, **405**, 11–23.

5

Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity

Engel K, Tollrian R, Jeschke JM. (2011)
***Communicative & Integrative Biology* 4, 247-250.**
(eingeladener Review)

Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity

Katharina Engel,^{1,*} Ralph Tollrian² and Jonathan M. Jeschke¹

¹Department of Biology II; Ludwig-Maximilians-University Munich; Planegg-Martinsried, Germany;

²Animal Ecology, Evolution and Biodiversity; Ruhr-University Bochum; Bochum, Germany

Key words: chemical cues, global change, inducible defenses, invasive species, phenotypic plasticity

Invasive species frequently change the ecosystems where they are introduced, e.g., by affecting species interactions and population densities of native species. We outline the connectedness of biological invasions, climate change and the phenomenon of phenotypic plasticity. Integrating these hot topics is important for understanding the biology of many species, their information transfer and general interactions with other organisms. One example where this is particularly true is the zooplankton species *Daphnia lumholtzi*, which has successfully invaded North America. The combination of a high thermal tolerance and a phenotypically plastic defense in *D. lumholtzi* might be responsible for its invasion success. Its morphological defense consists of rigid spines and is formed after sensory detecting the presence of native fish predators. The integration of biological invasions, climate change and phenotypic plasticity is an important goal for integrative biology.

Biological Invasions

In the last two decades, an increasing number of studies have been published on invasive species.¹ One reason for this great interest is the impact of invasive species on global biodiversity and ecosystem functioning.²⁻⁴ Invasive species are defined as those species that have completed the invasion process (also known as “invasion pathway” or “naturalization-invasion continuum”).^{1,5-10} Most simply, the invasion process can be divided into three stages:

- (1) Introduction (transport and release)
- (2) Establishment
- (3) Spread

A species has taken the first step of this invasion process—“introduction”—if it has been (deliberately or accidentally) transported and released beyond its native or historic range. According to most definitions of invasive species, this first step must be mediated by humans.^{1,6,11} Due to globalization, increasing numbers of organisms are being transported around the globe. Many of these organisms are intentionally introduced for a variety of reasons (e.g., horticulture, agriculture, aquaculture, sport fishing, biological control or conservation).^{3,12} At the same time, intentional

species introductions can also lead to unintentional introductions of exotic species. For example, seeds, eggs, dormant stages, parasites or pathogens can be unintentionally introduced as contaminants of intentionally introduced species.^{3,12} The second step of the invasion process is termed “establishment.” If an introduced species survives and successfully reproduces beyond human care/cultivation, i.e., if it has established one or more self-sustaining populations in the wild, it is referred to as “established.” Finally, the third step of the invasion process is “spread.” If the species spreads substantially beyond its point of introduction, it is termed “invasive.” Some authors additionally ask that an invasive species has a demonstrated negative impact (e.g., ecological, economic or human-health impacts).^{3,8} Although there are many examples of invaders exerting devastating impacts,^{1,3,4} it is hard to actually demonstrate impacts for some species, for example because of time lags between the arrival and spread of a species and the impacts caused. Many invasive species have a range of impacts (e.g., direct, indirect, little, major, negative, positive and a mixture of all), which further complicates the assessment of impacts. Most invasion biologists therefore do not include the condition of harmfulness in the definition of an invasive species and neither do we.

In this review, we outline the connectedness of biological invasions with (1) climate change and (2) the phenomenon of phenotypic plasticity, thereby focusing on the different steps of the invasion process. Integrating these three topics—biological invasions, climate change and phenotypic plasticity—is important for understanding the biology of many species, their information transfer and general interactions with other organisms. One species example where this is particularly true is the phenotypically plastic zooplankton species *Daphnia lumholtzi* which has successfully invaded North America, one likely reason for its success being climate change.

Invasions and Climate Change

Climate change has already been shown and predicted to substantially alter biodiversity, causing changes in species distributions, species interactions and ecosystem processes.^{2,4,10,13-16} In the face of climate change, a redefinition of what is termed an “invasive species” seems necessary.^{4,8,10,17} As outlined above, current typical definitions include the condition that the introduction of a non-indigenous species was mediated by humans, e.g., the species was transported across a geographic barrier that

*Correspondence to: Katharina Engel; Email: katharina_engel@gmx.net
Submitted: 01/17/11; Accepted: 01/18/11
DOI: 10.4161/cib.4.3.14885

previously limited the species' dispersal. We are not questioning that the definition of an invasive species should include the condition of human mediation, as there are differences between natural and human-mediated range expansions (e.g., the latter are happening much faster, and more of them are happening simultaneously).^{1,11} However, human mediation can also occur at other steps of the invasion process than the introduction-step: current climate change is mediated by humans, and climate change allows species to establish in regions where they could not establish before due to previously unsuitable climatic conditions (e.g., thermal constraints). Many species are shifting their distributions poleward or upward in elevation, as a response to climate change.^{18,19} These species have naturally dispersed to these regions, so there was no dispersal barrier that needed to be overcome by human mediation. The species were previously absent from these regions because they could not survive and reproduce there before. If we agree to term such species "invasive," we use another definition than the one outlined above, as their introduction was not human-mediated but based on natural dispersal. Here, human mediation affects steps two and three of the invasion process:

(1) Introduction

(2) Establishment: climate change allows some species to establish where they could not establish before

(3) Spread: climate change allows some species to spread into regions where they were absent before

We thus propose to modify the definition of an invasive species as follows: An invasive species is a species that has completed the steps of the invasion process, where at least one step was facilitated by humans. There are many invasive species where all three steps of the invasion process—introduction, establishment and spread—were facilitated by humans: introduction directly by human transport, and establishment plus spread via climate change. An example for such a species is the gypsy moth (*Lymantria dispar*), which is native to Europe and Asia. A European strain was introduced accidentally to North America and has subsequently invaded Canada due to suitable climate. It is expected to further expand its invaded range under climate change.²⁰ The Asian tiger mosquito (*Aedes albopictus*) is another unintentionally introduced species in many parts of the world, and climate change will likely further increase its range. This invader also acts as transmission vector for several human diseases (e.g., Dengue virus, West Nile virus).^{21,22} Invasive species often have broad climatic tolerances,^{10,23} which enables them to compete effectively with native species.^{4,10,24,25} Obviously, climate warming will favor exotic species from warmer regions and climates.^{4,10,13,24,26,27}

The zooplankton species *Daphnia lumholtzi* is native to tropical and subtropical Africa, Asia and Australia.²⁸ In 1990, the first *D. lumholtzi* populations in North America were detected in Texas and Missouri. Stockings with exotic fish species (e.g., Nile perch *Lates niloticus*) from Lake Victoria (Africa) seem to have caused this accidental introduction.^{29,30} Within a few years, *D. lumholtzi* has rapidly and widely spread across the southeastern and mid-western US. It is now found in freshwaters

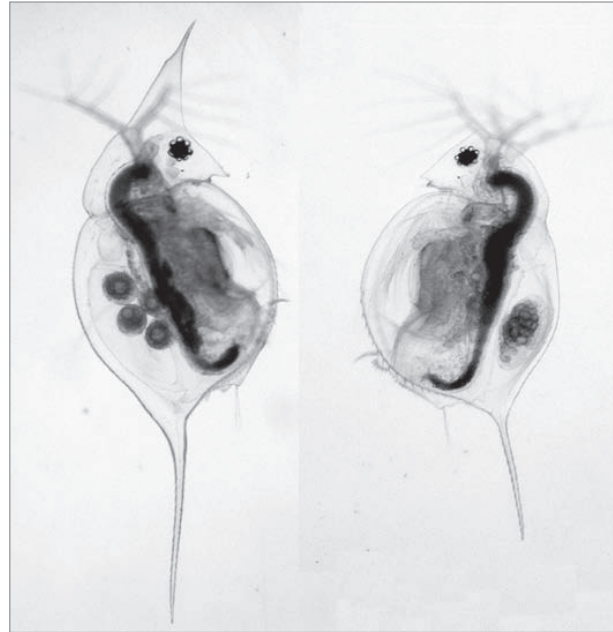


Figure 1. Phenotypic plasticity in two individuals of the same *Daphnia lumholtzi* clone. The individual on the left, but not the one on the right, was exposed to chemical cues exuded by fish.

from the Atlantic to the Pacific coast, and from Florida to the Great Lakes.³¹ In invaded waters, *D. lumholtzi* exhibits high population peaks at warm temperatures during summer, while populations of native zooplankton species decline.^{32,33} Due to its (sub-)tropical origin, *D. lumholtzi* appears to be well adapted to high temperatures. Climate warming may stress native species, thus changing species interactions between native species and exotic invaders. Lennon et al. demonstrated that *D. lumholtzi* has a high temperature optimum between 20 and 30°C, and concluded from their experiments that *D. lumholtzi* has a similar reproductive rate as native *Daphnia* species between 20 and 25°C, but that it may out-compete some native *Daphnia* above 25°C.³² Therefore, a high thermal tolerance may provide a competitive advantage over native North American species, and thus might have favored its establishment under current climate warming. Our recent experiments³⁴ showed that a temperature-mediated shift in competitive dominance occurs when *D. lumholtzi* competes against a North American *Daphnia* species at a warm temperature. While the native *Daphnia* species competitively dominated over *D. lumholtzi* at cool and slightly elevated temperatures, the dominance was lost at warmer temperatures. This clear temperature effect suggests that a high temperature tolerance in *D. lumholtzi* has favored its establishment, and potentially also its spread across North America under climate change. However, this is not the only explanation: our recent study³⁵ suggests that predator-induced phenotypic plasticity in *D. lumholtzi* might also be an important determinant for the invasion success.

Invasions and Phenotypic Plasticity

Phenotypic plasticity is defined as the capacity of an individual (single genotype) to exhibit variable phenotypes in different environments, and is a widespread phenomenon among many animals, plants and other organisms (reviewed in refs. 36–40). Phenotypic plasticity can manifest as changes in morphology, physiology, life history or behavior. Many studies have shown that it affects interactions between individuals and their abiotic (e.g., climate, temperature and light) as well as biotic (e.g., predation and competition) environment in a wide range of taxa.^{36,38-40} Accordingly, phenotypic plasticity is likely to play an important role for the invasiveness of introduced exotic species in new habitats,^{6,7,37,41,42} as it may allow for rapid and adequate adaptations to these new environments.⁴³ Phenotypic plasticity may promote invasion success, and several invasive species have been shown to have a higher phenotypic plasticity than indigenous species, both in plants and animals (reviewed in refs. 6, 41 and 42). For instance, phenotypic plasticity in defensive traits may allow an invasive species to effectively reduce the risk of consumption by resident native predators. Such inducible defenses³⁶ are anti-predator strategies that are formed by prey species if their predators are present, and are not formed if their predators are absent. For example, individuals of *D. lumholzi* form head spines as inducible defenses against fish predators if fish are present in their water body but not if fish are absent (Fig. 1).³⁵ Prey species with an inducible defense frequently detect the presence of their predators by sensing

predator kairomones (chemical cues released by predators). Accordingly, an invasive species with an inducible defense has to detect the presence of potential predators in its new range by their chemical cues. These information transfers between invasive and native species are not well studied. Most likely, the predators release chemicals that are structurally similar to cues released by predators in its original habitat. If native prey species are unable to form inducible defenses against certain resident predators, non-native species with an inducible defense against these predators may have a competitive advantage and may thus become invasive. In a recent paper,³⁵ we demonstrated that the inducible defense of *D. lumholzi* against fish predators provides an important benefit in the competition with a North American *Daphnia* species. The combination of this inducible defense with the high thermal tolerance mentioned in the previous section might be responsible for the invasion success of *D. lumholzi* in North America.

Further studies on other species that integrate the three topics biological invasions, climate change and phenotypic plasticity are needed. As mentioned above, the information transfer between invasive and native species is another important but currently understudied research topic.

Acknowledgements

J.M.J. thanks the Deutsche Forschungsgemeinschaft for financial support (JE 288/4-1). We thank Editor-in-Chief Frantisek Baluska for his invitation to contribute to *Communicative & Integrative Biology*.

References

- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP. Invasion Ecology. Malden MA: Blackwell 2007.
- Sala OE, Chapin FS, III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 2000; 287:1770-4.
- Lodge DM, Williams S, MacIsaac HJ, Hayes KR, Leung B, Reichard S, et al. Biological invasions: recommendations for US policy and management. *Ecol Appl* 2006; 16:2035-54.
- Burgiel SW, Muir AA. Invasive species, climate change and ecosystem-based adaptation: addressing multiple drivers of global change. Washington, DC and Nairobi: Global Invasive Species Programme (GISP) 2010.
- Kolar CS, Lodge DM. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol Evol* 2001; 16:199-204.
- Richardson DM, Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Prog Phys Geogr* 2006; 30:409-31.
- Theoharides KA, Dukes JS. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol* 2007; 176:256-73.
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv Biol* 2008; 22:534-43.
- Jeschke JM. Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Divers Distrib* 2008; 14:913-6.
- Walther G-R, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, et al. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol Evol* 2009; 24:686-93.
- Cassey P, Blackburn TM, Duncan RP, Chown SL. Concerning invasive species: reply to Brown and Sax. *Austral Ecol* 2005; 30:475-80.
- Hulme PE, Bacher S, Kenis M, Klotz S, Kühn I, Minchin D, et al. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *J Appl Ecol* 2008; 45:403-14.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, et al. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 2002; 416:389-95.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ann Rev Ecol Syst* 2006; 37:637-69.
- Heino J, Virkkala R, Toivonen H. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biol Rev* 2009; 84:39-54.
- Berg MP, Kiers ET, Driessen G, van der Heijden M, Kooi BW, Kuenen F, et al. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Glob Change Biol* 2010; 16:587-98.
- Rahel FJ, Olden JD. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conserv Biol* 2008; 22:521-33.
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, et al. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 1999; 399:579-83.
- Parmesan C, Johe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 2003; 421:37-42.
- Régnière J, Nealis V, Porter K. Climate suitability and management of the gypsy moth invasion into Canada. *Biol Invasions* 2009; 11:135-48.
- Juliano SA, Lounibos LP. Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and human health. *Ecol Lett* 2005; 8:558-74.
- Benedict MQ, Levine RS, Hawley WA, Lounibos LP. Spread of the tiger: global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-Borne Zoonotic Dis* 2007; 7:76-85.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, et al. The population biology of invasive species. *Ann Rev Ecol Syst* 2001; 32:305-32.
- Dukes JS, Mooney HA. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol Evol* 1999; 14:135-9.
- Shea K, Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 2002; 17:170-6.
- Stachowicz JJ, Terwin JR, Whitlatch RB, Osman RW. Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc Natl Acad Sci USA* 2002; 99:15497-500.
- Holzapfel AM, Vinebrooke RD. Environmental warming increases invasion potential of alpine lake communities by imported species. *Glob Change Biol* 2005; 11:2009-15.
- Benzie JAH. The systematics of Australian *Daphnia* (Cladocera: Daphniidae). Species descriptions and keys. *Hydrobiologia* 1988; 166:95-161.
- Sorensen KH, Sterner RW. Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholzi*. *Freshw Biol* 1992; 28:257-62.
- Havel JE, Hebert PDN. *Daphnia lumholzi* in North America: another exotic zooplankton. *Limnol Oceanogr* 1993; 38:1823-7.
- Havel JE, Shurin JB. Mechanisms, effects and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol Oceanogr* 2004; 49:1229-38.
- Lennon JT, Smith VH, Williams K. Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholzi* and implications for invasion success. *J Plankton Res* 2001; 23:425-34.
- Havel JE, Graham JL. Complementary population dynamics of exotic and native *Daphnia* in North American reservoir communities. *Arch Hydrobiol* 2006; 167:245-64.
- Engel K, Tollrian R. Adaptation to high temperatures and invasion success in *Daphnia lumholzi*. Submitted.

35. Engel K, Tollrian R. Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America? *Proc R Soc B* 2009; 276:1865-73.
36. Tollrian R, Harvell CD, Eds. The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton, NJ: Princeton University Press 1999.
37. Agrawal AA. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 2001; 294:321-6.
38. West-Eberhard MJ, Ed. Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press 2003.
39. DeWitt TJ, Scheiner SM, Eds. Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches. Oxford: Oxford University Press 2004.
40. Whitman DW, Agrawal AA. What is phenotypic plasticity and why is it important? In: Whitman DW, Ananthakrishnan TN, Eds. Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences. Enfield, NH: Science Publishers 2009; 1-63.
41. Daehler CC. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 2003; 34:183-211.
42. Smith LD. The role of phenotypic plasticity in marine biological invasions. In: Rilov G, Crooks JA, Eds. Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management and geographic perspectives. *Ecol Studies Series*. Berlin: Springer 2009; 204:177-202.
43. Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol Evol* 2006; 21:645-51.

©2011 Landes Bioscience.
Do not distribute.

6

DISKUSSION

Die limnische Zooplanktonart *Daphnia lumholtzi* eignete sich als hervorragendes Studienobjekt zur Untersuchung von Schlüsselfaktoren für ihren Invasionserfolg in Nordamerika und deren Effekte auf Interaktionen mit nativen nordamerikanischen Arten. Bislang wurden als mögliche kausale Faktoren für ihren Einwanderungserfolg einerseits eine Resistenz gegen Fischprädation mittels ihrer morphologischen Verteidigungen (Helm und Spina) vermutet. Andererseits wurde hauptsächlich eine Toleranz warmer Sommertemperaturen (hohe Temperaturtoleranz) aufgrund ihrer (sub-) tropischen Herkunft diskutiert (z.B. Kolar et al. 1997). Im Rahmen dieser Dissertation wurden daher in Laborexperimenten die Parameter morphologische (phänotypisch plastische) Verteidigungen und Temperaturtoleranz als potentielle Schlüsselfaktoren für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika untersucht. Die Ergebnisse dieser Arbeit sollen zum Verständnis der Invasivität von *Daphnia lumholtzi* beitragen, Anhaltspunkte für mögliche Konsequenzen der Invasion bieten, zum potentiellen Management der invasiven Art in Nordamerika dienen sowie Ansätze für die weiterführende Forschung liefern.

Neben der Invasibilität der neuen Ökosysteme und den spezifischen klimatischen/ Temperaturbedingungen basiert der Invasionserfolg vieler Neobiota oftmals auch auf Merkmalen, die sie gegenüber nativen Arten überlegen machen, und/oder der Abwesenheit oder dem geringeren Vorhandensein von Konkurrenten und natürlichen Feinden (z.B. Lodge 1993; Blossey & Nötzold 1995; Kolar & Lodge 2001; Maron & Vilà 2001; Keane & Crawley 2002; Shea & Chesson 2002; Richardson & Pyšek 2006; Theoharides & Dukes 2007). Morphologische Verteidigungen könnten in dieser Hinsicht eine wichtige Rolle spielen.

Morphologische Verteidigungen als Schlüsselfaktoren für den Invasionserfolg

Meine Ergebnisse haben erstmalig einen eindeutigen Schutzeffekt der langen morphologischen Merkmale (Helm und Spina) bei adulten *Daphnia lumholtzi* gegen vertebrate (Fische; *Gasterosteus aculeatus*) und bei juvenilen *Daphnia lumholtzi* gegen invertebrate (*Chaoborus flavicans*) Prädatoren gezeigt (Kapitel 2). Durch die Verwendung nicht Räuberkaïromon induzierter und nicht eitragender Individuen von zwei *Daphnia lumholtzi* Klonen mit sehr ähnlichen Körperlängen, aber unterschiedlichen Helm- und Spina-Längen (konstitutiv stark verteidigter AR Klon versus TE Klon mit kürzeren Merkmalen) konnten räuberkaïromon-, art- und körpergrößenbedingte Unterschiede ausgeschlossen werden, die die Beutewahl und das Konsumverhalten dieser unterschiedlich selektiven nativen Prädatoren beeinflusst hätten. Dies verdeutlicht die Relevanz kontrollierter

Laborexperimente. Freilandexperimente hätten in diesem Zusammenhang aufgrund weiterer abiotischer (z.B. Temperatur) und biotischer Störfaktoren (z.B. Anwesenheit weiterer Prädatoren und anderer Zooplanktonarten) vermutlich keine eindeutigen Ergebnisse geliefert. Morphologische Verteidigungen (z.B. Helm, Spina, Nackenzähne) schützen Daphnien typischerweise gegen invertebrate Prädatoren (z.B. Dodson 1974; Tollrian 1995; Tollrian & Dodson 1999; Laforsch & Tollrian 2004). Nur wenige Studien konnten bei Daphnien bereits Schutzeffekte von Helm und Spina gegen Fischprädatoren zeigen (z.B. Jacobs 1967; Zaret 1972). Unsere Fischpräda­tionsexperimente konnten erstmalig eine eindeutig vorteilhafte Schutzwirkung der langen Dornen bei adulten *Daphnia lumholtzi* (AR Klon) gegen Fische belegen (Kapitel 2). Damit bestätigen unsere Ergebnisse frühere Studien, die verringerte Mortalitätsraten von *Daphnia lumholtzi* im Vergleich zu nativen Daphnienarten unter Fischpräda­tion im Freiland und Labor fanden (Swaffar & O'Brien 1996; Kolar & Wahl 1998; Lienesch & Gophen 2001, 2005; Lemke et al. 2003). Diese früheren Studien verdeutlichen zwar einen Vorteil von *Daphnia lumholtzi*. Jedoch beinhalteten sie wohl auch art- und daphnienspezifische Unterschiede, hinsichtlich Sichtbarkeit (z.B. Pigmentierung), Körpergröße (z.B. Körperlänge) und Verhalten (z.B. Schwimmgeschwindigkeit) der verwendeten Daphnienarten (*Daphnia lumholtzi*, *Daphnia pulex*, *Daphnia magna*), die die Selektivität und das Konsumverhalten der Fischprädatoren beeinflussten. In unseren Fischpräda­tionsexperimenten waren derartige Unterschiede jedoch ausgeschlossen (Kapitel 2). Unsere Fischprädatoren konsumierten zwar beide *Daphnia lumholtzi* Klone, präferierten jedoch eindeutig den TE Klon mit den kürzeren Dornen. Die Mortalitätsverring­erung durch die langen morphologischen Strukturen (beim AR Klon) kann folglich nicht die einzige Verteidigungswirkung gegen die Fische darstellen. Jedoch ließ sich weder hinsichtlich der Vermeidung noch der Handhabung der Beute ein eindeutiger kurzfristiger Lerneffekt bei unseren Stichlingen detektieren (Kapitel 2). Kolar & Wahl (1998) fanden, dass juvenile *Lepomis macrochirus* (< 50 mm) nach Orientierung zur Beute mehr *Daphnia lumholtzi* ablehnten als angriffen, und mit steigender Erfahrung die exotische Art selektiv vermieden. Ebenso ist die invasive Cladocere *Bythotrephes* gegen die Präda­tion durch Jungfische optimal geschützt, indem ihre lange Spina die Handhabungszeit bei den Prädatoren verlängert (Barnhisel 1991b) und ein Aversionsverhalten bei den vertebraten Räubern auslöst (Barnhisel 1991a; Barnhisel & Kerfoot 2004; Compton & Kerfoot 2004). Unterschiede in der Lernfähigkeit von Fischarten könnten für die differierenden Ergebnisse verantwortlich sein. Weiterhin könnte für die Manifestation eines Lerneffekts auch mehr Erfahrung erforderlich

sein, als der nur dreimalige und jeweils relativ kurze Einsatz jedes Fischprädators in unserer Untersuchung (Kapitel 2).

Meine *Chaoborus* Prädationsexperimente konnten erstmals belegen, dass die langen Dornen (beim AR Klon) im zweiten und dritten Juvenilstadium (im ersten Stadium lediglich ein Trend) von *Daphnia lumholtzi* einen deutlichen Schutz gegen die Prädation durch *Chaoborus* Larven darstellen (Kapitel 2). Morphologische Verteidigungen bieten an unterschiedlichen Stellen des *Chaoborus* Prädationszyklus einen Schutzvorteil (Laforsch & Tollrian 2004). Beispielsweise kann eine größere Körperlänge bei juvenilen Daphnien mit dem Umschlingen durch *Chaoborus* Larven interferieren, da deren Fangapparatgröße die fressbare Beutegröße determiniert (Pastorok 1981). In meinen *Chaoborus* Prädationsexperimenten können allerdings keine Körperlängenunterschiede der beiden *Daphnia lumholtzi* Klone für den deutlichen Überlebensvorteil des AR Klon verantwortlich sein, da die Juvenilen der beiden Klone ähnliche Körpergrößen aufwiesen (Kapitel 2). Der AR Klon besaß jedoch stets (außer Spinallänge im ersten Juvenilstadium) längere Dornen als der TE Klon. Folglich sind höchst wahrscheinlich seine langen morphologischen Strukturen für den Selektionsvorteil unter *Chaoborus* Prädation verantwortlich. Im ersten Juvenilstadium von *Daphnia lumholtzi* fanden wir lediglich einen Trend zu einem Schutzeffekt langer Dornen (AR Klon) gegen *Chaoborus* Prädation. Dies könnte sich durch einen zu geringfügigen Unterschied in den Längen der morphologischen Merkmale (nur deutlich unterschiedliche Helmlänge) der beiden *Daphnia lumholtzi* Klone in diesem Juvenilstadium erklären lassen (Kapitel 2). Ebenso hatte in früheren Studien das erste Juvenilstadium von *Chaoborus* induzierten *Daphnia pulex* und *Daphnia cucullata* keine geringere Mortalität, während die älteren Juvenilstadien der induzierten Morphen einen Vorteil unter *Chaoborus* Prädation erlangten (Tollrian 1995; Laforsch & Tollrian 2004). Die Ergebnisse meiner *Chaoborus* Prädationsexperimente stimmen mit Studien bei anderen Daphnienarten überein. Die Fangeffizienz von *Chaoborus* Larven sinkt mit zunehmender Beutegröße (Pastorok 1981). Daher können die Dornen bei Daphnien Probleme beim Fang und Ergreifen durch *Chaoborus* verursachen oder ein erleichtertes Entkommen nach dem Fang ermöglichen. Durch die Helme und Spinae sind Daphnien für diese invertebraten Prädatoren oftmals auch schwieriger zu handhaben, zu ingestieren und/oder zu schlucken, wie Dodson (1974) in seiner „Anti-Schlüssel-Schloss“-Hypothese (*antilock and key hypothesis*) bereits postuliert hat. Beispielsweise konnten Laforsch & Tollrian (2004) zeigen, dass *Chaoborus* Kairomon induzierte, behelmte *Daphnia cucullata* (zweite und dritte Größenklasse) aufgrund erhöhter Ausweicheffizienz nach Attacken und erhöhter Entkommenseffizienz nach Fängen besser *Chaoborus* Prädation

überlebten als der jeweils unbehelmte Morph. Da in meinen *Chaoborus* Prädationsexperimenten keine direkte Beobachtung stattfand (Kapitel 2), können weitere Prädationsexperimente (z.B. in Mischversuchen beider *Daphnia lumholtzi* Klone) möglicherweise den exakten Verteidigungsmechanismus klären.

Diese Studie konnte erstmals direkt belegen, dass die langen morphologischen Merkmale (Helm und Spina) von *Daphnia lumholtzi* einen multiplen Schutzeffekt gegen native Prädation durch vertebrierte Fische und invertebrierte *Chaoborus* Larven bieten. Ein verringertes Mortalitätsrisiko aufgrund der morphologischen Verteidigungen in den Juvenil- und Adultstadien von *Daphnia lumholtzi* (Kapitel 2) könnte auch – zumindest teilweise – die beobachteten Koexistenzen mit diesen unterschiedlich selektiven nativen vertebraten (Fische) und invertebraten (*Chaoborus*) Prädatoren im Freiland erklären. Die Ergebnisse dieser Prädationsexperimente deuten an (Kapitel 2), dass Überlebensvorteile von stark morphologisch verteidigten *Daphnia lumholtzi* unter Fisch- und *Chaoborus* Prädation negative Effekte für natives Zooplankton und deren vertebrierte und invertebrierte Prädatoren bedingen können. Eine massive Beeinflussung der nativen Zooplanktongemeinschaften könnte folglich resultieren. Die in dieser Studie gefundenen Schutzeffekte implizieren, dass die Antiprädationsstrukturen von *Daphnia lumholtzi* – möglicherweise neben weiteren Faktoren (z.B. hohe Temperaturleranz) – einen wichtigen funktionellen Mechanismus für ihren Einwanderungserfolg in Nordamerika repräsentieren können (Kapitel 2). Diese Studie belegt, dass lange morphologische Verteidigungen ein verringertes Mortalitätsrisiko durch native Prädatoren bedingen (Kapitel 2), was für den Invasionserfolg eingeführter Arten bedeutsam sein kann (Crawley 1986; Maron & Vilà 2001; Keane & Crawley 2002; Colautti et al. 2004). Ebenso wurde die lange Spina der invasiven Cladocere *Bythotrephes* als schützendes Attribut gegen Fischprädation identifiziert (Barnhisel 1991a, b; Barnhisel & Kerfoot 2004; Compton & Kerfoot 2004) und trägt vermutlich zu ihrem Invasionserfolg in Nordamerika und Kanada bei.

Induzierbare Verteidigungen als Schlüsselfaktoren für den Invasionserfolg

Wie in der vorherigen Studie (Kapitel 2), konnte ich in meiner weiteren Studie (Kapitel 3) ebenfalls die breite morphologische Variabilität verschiedener Genotypen von *Daphnia lumholtzi* nutzen, um möglichst realistische und naturnahe Umweltbedingungen in meinen Konkurrenzexperimenten im Labor zu simulieren. Durch die Verwendung von jeweils drei Klonen der beiden Daphnienarten (*Daphnia lumholtzi* und *Daphnia pulicaria*) ließen sich

einerseits klonbedingte Unterschiede ausschließen. Andererseits konnte dadurch geklärt werden, ob sich Klone mit permanenter oder induzierter Verteidigung unter Fischprädation durchsetzen konnten. In diesen Konkurrenzexperimenten wurde eine moderate Temperatur (20°C) verwendet, um die Temperatur als relevanten Faktor und einen potentiellen Temperaturvorteil von *Daphnia lumholtzi* gegenüber der nativen Daphnienart ausschließen zu können (Kapitel 3), wie in früheren Studien bereits vermutet wurde (Kolar et al. 1997; Johnson & Havel 2001; Lennon et al. 2001).

Die Ergebnisse dieser Konkurrenzexperimente zeigen erstmalig eine prädatorvermittelte Dominanzumkehr zwischen *Daphnia lumholtzi* und der nordamerikanischen *Daphnia pulicaria* bei einer moderaten Temperatur von 20°C (Kapitel 3). Während die native *Daphnia pulicaria* in Prädatorabwesenheit eindeutig kompetitiv gegenüber *Daphnia lumholtzi* dominierte, zeigten beide Daphnienarten im Einzelwachstum vergleichbare Populationsentwicklungen. Da *Daphnia pulicaria* besser an die vorherrschenden experimentellen Bedingungen angepasst sein sollte, war ihre eindeutige Konkurrenzüberlegenheit im Konkurrenzexperiment in Räuberabwesenheit auch nicht überraschend. Unter Fischprädation (*Leucaspisus delineatus*; Moderlieschen) verkehrte sich dieses Dominanzverhältnis jedoch ins Gegenteil und die stark morphologisch verteidigte *Daphnia lumholtzi* hatte einen eindeutigen Vorteil gegenüber der nativen *Daphnia pulicaria*. Bei noch längerer Experimentdauer hätte dies vermutlich zur vollständigen Eliminierung von *Daphnia pulicaria* durch die Fischprädatoren geführt.

Durch das kontinuierlich zugeführte Fischkairomon wurden die Verteidigungen bei beiden Daphnienarten induziert. Dies erfolgte unter einer relativ hohen Fischkairomonkonzentration (Kapitel 3), da dessen genaue chemische Zusammensetzung immer noch unzureichend bekannt ist (von Elert & Pohnert 2000; Pohnert et al. 2007). In Übereinstimmung mit früheren Studien (Tollrian 1994; Dzialowski et al. 2003; Laforsch et al. 2006) reagierten die beiden induzierbaren *Daphnia lumholtzi* Klone (TE und LA1) auf die Fischkairomone mit der Ausbildung ihrer morphologischen Verteidigungen. Deren induzierte Merkmale (Helm und Spina) waren allerdings immer noch deutlich kürzer als die konstitutiven Strukturen des AR Klons. *Daphnia pulicaria* reagierte auf die Fischkairomonexposition mit einer Verlängerung ihrer Spina und einer Reduktion ihrer Körperlänge (*life history* Anpassung; Kapitel 3), was Dodson (1989) bei Fischkairomon exponierten *Daphnia pulicaria* im Vergleich zu Kontrolltieren ebenfalls fand. Da unsere beiden Daphnienarten unter Fischkairomoneinfluss ungefähr gleich große Körperlängen aufwiesen, konnten die Fischprädatoren die Beutedaphnien nicht aufgrund von Körperlängenunterschieden auswählen. Daher scheint der

eindeutige Vorteil von *Daphnia lumholtzi* unter Fischprädation auf ihre morphologischen Verteidigungen zurückzuführen zu sein (Kapitel 3). Dies vermutete schon Green (1967) und konnte in den bisherigen Fischprädationsexperimenten bereits belegt werden (Kapitel 2). Bei anderen Zooplanktonarten bieten Helm und Spina ebenfalls einen Schutz gegen Fischprädation (Jacobs 1967; Zaret 1972; Barnhisel 1991a, b; Barnhisel & Kerfoot 2004; Compton & Kerfoot 2004). In unserem Konkurrenzexperiment unter Fischprädation wurden offensichtlich beide Daphnienarten von den Fischen konsumiert (Kapitel 3). Folglich können die Dornen bei *Daphnia lumholtzi* wiederum nicht den Hauptverteidigungseffekt gegen die Fischprädatoren repräsentieren. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Kolar & Wahl (1998) schien in unserem Konkurrenzexperiment unter Fischprädation der wiederholte Kontakt mit den Dornen von *Daphnia lumholtzi* oftmals zu deren Expulsion durch die Fische zu führen und infolgedessen eine Vermeidung der stark morphologisch verteidigten Beute bedingt zu haben (persönliche Beobachtungen; Kapitel 3). Ein Selektionsvorteil von *Daphnia lumholtzi* gegenüber nativen Daphnienarten unter Fischprädation wurde bereits in früheren Studien gefunden (Swaffar & O'Brien 1996; Kolar & Wahl 1998). Im Gegensatz zu diesen Studien verwendeten wir mehrere Klone pro Daphnienart, die im gleichen Habitat (Seen) vorkommen. Weiterhin berücksichtigten wir in unserer Studie einen Fischkairomoneinfluss (induzierbare Verteidigungen) sowie interspezifische Konkurrenzinteraktionen (Kapitel 3). Aus diesen Gründen sollte unsere Studie bessere Rückschlüsse auf die Vorgänge bei Feindpräsenz und die Populationsdynamiken im Freiland erlauben.

Im Konkurrenzexperiment unter Fischprädation konnte sich allerdings nicht der konstitutiv stark verteidigte AR Klon, sondern ein Fischkairomon induzierter *Daphnia lumholtzi* Klon (LA1 Klon) final durchsetzen (Kapitel 3). Dies stimmt mit aktuellen Studienergebnissen überein. Wittmann et al. (2013) stellten in ihren Konkurrenzexperimenten mit *Daphnia lumholtzi* und europäischen Daphnienarten (*Daphnia hyalina* und *Daphnia hyalina x cucullata*) unter Fischprädation fest, dass der Fischkairomon induzierte *Daphnia lumholtzi* TE Klon erfolgreicher in Labor-Mesokosmen einwandern konnte als der permanent verteidigte AR Klon und seinen höchsten Invasionserfolg bei 20°C (im Vergleich zu 15 und 24°C) hatte. Obwohl der AR Klon die längsten Verteidigungsstrukturen aufwies, erlangte er unter unseren experimentellen Bedingungen keinen Vorteil (Kapitel 3). Dieser permanent verteidigte *Daphnia lumholtzi* Klon scheint an einen kontinuierlichen und hohen Fischprädrationsdruck angepasst zu sein. Ansonsten wäre seine Verteidigung nicht konstitutiv (genetisch und phänotypisch) fixiert worden. Aufgrund seiner langen konstitutiven Verteidigungsstrukturen hat der AR Klon aber möglicherweise auch Nachteile (z.B. langsamere

Populationswachstumsrate oder andere potentielle Kosten seiner permanenten Verteidigung), die vermutlich erst bei einem höheren Fischprädrationsdruck als den hier vorherrschenden Bedingungen (Kapitel 3) durch Vorteile seiner starken Verteidigung aufgewogen werden. Bei einem variablen und zumindest zeitweise hohen Prädrationsdruck sollte eine induzierbare Verteidigung vorteilhaft sein (Harvell 1990; Tollrian & Harvell 1999). Dies bestätigt die unter einem nur temporären Fischprädrationsdruck gefundene finale Dominanz eines Fischkairomon induzierten *Daphnia lumholtzi* Klons (Kapitel 3). Diese Ergebnisse (Kapitel 3) belegen die Annahme, dass phänotypische Plastizität einwandernder Arten ein entscheidender Faktor für ihre erfolgreiche Etablierung in neuen Gebieten sein kann (z.B. siehe Reviews: Daehler 2003; Parker et al. 2003). Phänotypisch plastische Arten können sich so adäquat und relativ schnell an unterschiedliche, variable abiotische (z.B. Klima und Temperatur) und biotische (z.B. Prädration und Konkurrenz) Umweltbedingungen anpassen und folglich Interaktionen auf Populations-, Gemeinschafts- und Ökosystemebene verändern (siehe Reviews: Tollrian & Harvell 1999; Miner et al. 2005; Strayer et al. 2006).

Die in Konkurrenz unter Fischprädration gefundenen Ergebnisse bestätigen, dass die induzierbare Verteidigung von *Daphnia lumholtzi* effektiv gegen Fischprädratoren schützt und gegenüber nativen Konkurrenten bereits bei 20°C einen bedeutsamen Selektionsvorteil unter Fischprädration bedingt (Kapitel 3). Die beobachtete prädratorvermittelte Dominanzumkehr impliziert, dass die morphologisch plastische Verteidigung gegen Fischprädration eine Schlüsselanpassung für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* repräsentieren kann. Das Argument, dass induzierbare Verteidigungen eine Schlüsselanpassung für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika darstellen (Kapitel 3), bietet auch – zumindest teilweise – eine Erklärungsmöglichkeit für die Koexistenz der relativ großen Cladocere mit Fischprädratoren im Freiland, und liefert weiterhin eine alternative Erklärung für die beobachtete Korrelation der saisonalen Abundanz von *Daphnia lumholtzi* mit der Wassertemperatur (z.B. Havel & Graham 2006). Diese Korrelation könnte auch ein Artefakt sein, da die Intensität der planktivoren Fischprädration ebenfalls eindeutig mit der Temperatur korreliert (z.B. Gliwicz & Pijanowska 1989). Die Larven der meisten Fischarten beginnen im Sommer Zooplankton zu konsumieren. Dabei erreichen sie ihre höchsten Dichten und ihr maximalstes Nahrungsbedürfnis. Die von den vertebraten Prädratoren abgegebenen Fischkairomone zeigen ihren saisonalen Einfluss an und induzieren die morphologischen Verteidigungen bei *Daphnia lumholtzi*. Die höchste Abundanz von *Daphnia lumholtzi* im Sommer stimmt mit der Phase des höchsten Fischprädrationsdrucks überein (Work & Gophen 1995; Lienesch & Gophen 2001). Daher weist die invasive Daphnienart im Sommer auch ihre

längsten Helme und Spinae auf (Work & Gophen 1995; Kolar et al. 1997). Die spitzen, langen Dornen von *Daphnia lumholtzi* könnten bei Maulspalten-limitierten Jungfischen Schwierigkeiten beim Fang, der Handhabung oder dem Konsum verursachen oder ein Vermeidungsverhalten bei den vertebraten Prädatoren hervorrufen (Swaffar & O'Brien 1996; Kolar & Wahl 1998). Dies kann folglich in einem bevorzugten Konsum unverteidigter oder weniger effektiv verteidigter nativer Zooplanktonarten resultieren und Arteninteraktionen in Richtung Dominanz durch *Daphnia lumholtzi* verschieben, wie unser Konkurrenzexperiment unter Fischprädation bereits zeigen konnte (Kapitel 3). Größere native Fische sind häufig in der Lage, *Daphnia lumholtzi* trotz ihrer Dornen zu konsumieren (z.B. Kolar & Wahl 1998; Kapitel 2 & 3). Die invasive Daphnienart könnte daher für einige plankivore Fischarten auch als zusätzliche Nahrungsquelle im Sommer dienen, wenn heimisches Zooplankton rar ist (Lienesch & Gophen 2001, 2005; Lemke et al. 2003). Allerdings sind größere Fische dabei oftmals ebenfalls ineffizienter als beim Konsum nativer Daphnienarten (Kolar & Wahl 1998). Für einige native Fischarten konnte bereits gezeigt werden, dass sie *Daphnia lumholtzi* selektiv vermeiden und/oder stattdessen natives Zooplankton präferieren (Swaffar & O'Brien 1996; Kolar & Wahl 1998; Lemke et al. 2003). Der typische Abundanzrückgang von *Daphnia lumholtzi* im Spätherbst erfolgt, wenn der Fischprädatordruck wieder relativ gering ist, und wie unser Konkurrenzexperiment impliziert (Kapitel 3), native Daphnienarten konkurrenzstärker sein können. Die Ergebnisse dieser Konkurrenz-Studie (Kapitel 3), wie auch die Studie von Tollrian (1994), deuten an, dass *Daphnia lumholtzi* aufgrund ihrer effektiven induzierbaren Verteidigungen einen Selektionsvorteil gegenüber nativen Daphnienarten erlangen kann und diese potentiell verdrängen kann. Dies könnte zu massiven Problemen bei den nativen Fischpopulationen (insbesondere bei Jungfischen im Sommer) führen und folglich Störungen der nativen limnischen Gemeinschaftsstruktur und der Nahrungsnetze in den besiedelten nordamerikanischen Gewässern bedingen. Diese Studie zeigte zum ersten Mal eine prädatorvermittelte Überlegenheit der invasiven *Daphnia lumholtzi* (Kapitel 3) und belegte (zumindest meines Wissens nach) auch erstmalig die Relevanz phänotypischer Plastizität in Verteidigungsmerkmalen für erfolgreiche Invasionen, warnt allerdings gleichzeitig vor monokausalen Erklärungen. Hohe Temperaturen können ebenfalls eine Rolle spielen, da die Klimaveränderung die erfolgreiche Gebietserweiterung warm-adaptierter exotischer Arten fördern kann.

Temperaturleranz als Schlüsselfaktor für den Invasionserfolg

In meinen bisherigen Studien wurde ein Temperatureinfluss bewusst außer Acht gelassen bzw. ausgeschlossen (Kapitel 2 & 3). Der Effekt der Temperatur auf die Konkurrenzkratt von *Daphnia lumholtzi* und der nativen *Daphnia pulicaria* wurde in meinen weiteren Konkurrenzexperimenten in Prädatorabwesenheit bei drei umweltrelevanten Temperaturen (20, 24 und 28°C) untersucht.

Die Ergebnisse dieser Konkurrenzexperimente in Prädatorabwesenheit zeigen erstmalig eine temperaturvermittelte Verschiebung in der kompetitiven Dominanz zwischen *Daphnia lumholtzi* und der nativen *Daphnia pulicaria* (Kapitel 4). Die hohe experimentelle Temperatur (28°C) förderte die Dominanz der (sub-) tropischen *Daphnia lumholtzi*, die ansonsten der nordamerikanischen *Daphnia pulicaria* unter moderaten (20°C) und leicht erhöhten Temperaturbedingungen (24°C) eindeutig kompetitiv unterlag (Kapitel 4).

Die *in situ* Konkurrenzexperimente von Johnson & Havel (2001) deuteten an, dass bei hohen Dichten *Daphnia lumholtzi* die Populationswachstumsraten, aber scheinbar nicht die Geburtenraten der nativen *Daphnia parvula* unter warmen Sommer- und Herbstbedingungen in Räuberabwesenheit unterdrückte. Hingegen schien *Daphnia lumholtzi* nicht durch die anwesende native Daphnienart beeinträchtigt zu sein. Die Annahme von Lennon et al. (2001) bezüglich eines möglichen Konkurrenzausschlusses einiger nativer Daphnienarten durch *Daphnia lumholtzi* bei Temperaturen über 25°C, kann zumindest tendenziell durch meine Konkurrenzexperimente bestätigt werden (Kapitel 4). Meine Ergebnisse stimmen überein mit und könnten daher auch zumindest teilweise die beobachteten saisonalen Abundanzen im Freiland erklären, wobei native Daphnienarten bis zu einer Temperatur von 25°C in den Zooplanktongemeinschaften dominieren und *Daphnia lumholtzi* oberhalb von 25°C dominiert (z.B. East et al. 1999; Havel & Graham 2006; Soeken-Gittinger et al. 2009). Viele temperierte Daphnienarten haben typischerweise ein Temperaturoptimum zwischen 20 und 25°C (Moore et al. 1996; Havens et al. 2000; Chen & Folt 2002; Mitchell et al. 2004), wie auch für *Daphnia pulicaria* bereits berichtet wurde (z.B. Folt et al. 1999). Dies hat vermutlich auch ihre kompetitive Dominanz in unseren Experimenten bei 20 und 24°C ermöglicht (Kapitel 4). Folglich beeinflusste die Temperatur und die unterschiedliche Anpassung der beiden Daphnienarten daran den Ausgang der interspezifischen Konkurrenzinteraktionen. Die Ergebnisse meiner Konkurrenzexperimente (Kapitel 4) stimmen mit aktuellen Labor- und Freilandergebnissen überein. Die experimentellen Studien konnten ebenfalls zeigen, dass Konkurrenzinteraktionen (z.B. bezüglich Temperatur, Nahrungsressourcen, Licht) mit nativen

Zooplanktonarten für den Etablierungserfolg von *Daphnia lumholtzi* bedeutsam sein können (z.B. Dzialowski et al. 2007; Dzialowski & Smith 2008; Wang et al. 2009; Dzialowski 2010; Fey & Cottingham 2011, 2012; Wittmann et al. 2013). So fanden Dzialowski et al. (2007), dass *Daphnia lumholtzi* nur bei signifikant verringerter Biomasse und Diversität von nativem Zooplankton erfolgreich in Labor-Mesokosmen bei ~ 24°C einwandern konnte. In einer weiteren Mesokosmen-Studie bei 23°C ($\pm 2^\circ\text{C}$) konnte Dzialowski (2010) feststellen, dass die Anwesenheit von nativem Zooplankton in einer geringeren *Daphnia lumholtzi* Biomasse im Vergleich zu Zooplankton freien Kontrollen resultierte. Dabei konnte *Daphnia magna* die Biomasse von *Daphnia lumholtzi* stärker als die beiden anderen nativen Zooplanktonarten (*Daphnia parvula*, *Ceriodaphnia dubia*) reduzieren und schien im Gegensatz zu diesen beiden nativen Arten die Etablierung von *Daphnia lumholtzi* zu verhindern. Diese Studien verdeutlichen die Wichtigkeit der An- oder Abwesenheit bestimmter nativer Zooplanktonarten und insbesondere interspezifischer Konkurrenzinteraktionen für die erfolgreiche Etablierung von *Daphnia lumholtzi*. Bereits geringe Temperaturerhöhungen können Konkurrenzinteraktionen verändern und den Etablierungserfolg nicht-nativer Arten beeinflussen und/oder sogar beschleunigen. Beispielsweise fanden Fey & Cottingham (2011) in experimentellen Freiland-Mesokosmen im Sommer, dass sich *Daphnia lumholtzi* in Konkurrenz mit der nativen *Daphnia pulex* in Mesokosmen bei hohen Temperaturen (ca. 1°C erwärmt) ohne Cyanobakterien am besten und in Mesokosmen bei normalen Außentemperaturen mit Cyanobakterien am schlechtesten entwickelte. Weiterhin untersuchten Fey & Cottingham (2012) in den gleichen Freiland-Mesokosmen den Etablierungserfolg von *Daphnia lumholtzi* und der konkurrierenden *Daphnia pulex* unter zusätzlicher Fischprädation. Dabei konnte *Daphnia lumholtzi* sich unabhängig von der Temperatur und den Nahrungsressourcen erfolgreich etablieren und ihre Etablierung erfolgte schneller in den erwärmten Mesokosmen (~ 24,5°C), trotz höchster residenter *Daphnia pulex* Dichten. Hingegen erreichte die einwandernde *Daphnia pulex* in den normalen Außentemperatur-Mesokosmen (~ 23,3°C) höhere Anfangsdichten, konnte sich allerdings in keinem der erwärmten Mesokosmen unter Anwesenheit von *Daphnia lumholtzi* etablieren (Fey & Cottingham 2012).

In unserem Konkurrenzexperiment bei der wärmsten Temperatur (28°C) entwickelte sich die native *Daphnia pulicaria* jedoch besser als erwartet (Kapitel 4). Havens et al. (2000) fanden bei *Daphnia lumholtzi* ein Temperaturoptimum bei 29°C. Hingegen liegen die Temperaturoptima der meisten temperierten Crustaceen deutlich darunter (Moore et al. 1996; Havens et al. 2000; Chen & Folt 2002; Mitchell et al. 2004). Eine Temperatur von 30°C führt

bei *Daphnia pulicaria* nachweislich zu Temperaturstress (z.B. Folt et al. 1999). Die Wassertemperaturen im Sommer können in den südlichen Regionen Nordamerikas bis auf 30-31°C ansteigen (Work & Gophen 1995, 1999a; Johnson & Havel 2001; Havel & Graham 2006; Frisch & Weider 2010). Dies kann bei vielen nativen Zooplanktonarten erhöhten Temperaturstress (z.B. Erreichen oder Überschreiten der oberen Temperaturtoleranzgrenze) verursachen (z.B. Moore et al. 1996; Folt et al. 1999; Chen & Folt 2002), liegt hingegen immer noch im Temperaturtoleranzbereich von *Daphnia lumholtzi* (Work & Gophen 1999b; Havens et al. 2000; Lennon et al. 2001; Frisch & Weider 2010). Dementsprechend sollte sich die kompetitive Dominanz oberhalb von 28°C (z.B. 30°C) höchst wahrscheinlich eindeutiger in Richtung *Daphnia lumholtzi* verschieben. In unserer Studie wirkte bei allen drei experimentellen Temperaturen interspezifische Ausbeutungskonkurrenz um die gemeinsame limitierende Algenressource, da beide Daphnienarten im Einzelwachstum stets höhere Populationsdichten aufwiesen als in den Konkurrenzansätzen. Damit widersprechen die Ergebnisse unserer Konkurrenz-Studie (Kapitel 4) der These, dass *Daphnia lumholtzi* in den nordamerikanischen Gewässern lediglich eine „freie“ oder unterbesetzte thermische Nische im Sommer besetzt (East et al. 1999; Havens et al. 2000). Basierend auf meinen Ergebnissen (Kapitel 4) kann *Daphnia lumholtzi* keine „freie“ thermische Nische füllen bis die Temperaturen Werte zwischen ungefähr 26 und 28°C erreichen, die während der Sommersukzession auftreten können (Kolar et al. 1997). Meine Konkurrenz-Studie deutet vielmehr an (Kapitel 4), dass *Daphnia lumholtzi* mittels einer hohen Temperaturtoleranz gegenüber temperatursensitiveren nativen Daphnienarten während der warmen Sommermonate einen Dominanzvorteil erlangen kann und native Zooplanktonarten potentiell verdrängen kann. Meine Ergebnisse (Kapitel 4) belegen die von Kolar et al. (1997) vermutete Spätsommerkonkurrenz zwischen *Daphnia lumholtzi* und nativen Zooplanktonarten. Hingegen scheint *Daphnia lumholtzi* bei moderaten (Frühjahr/Spätherbst) und auch leicht erhöhten Temperaturbedingungen (Frühsommer/-herbst) gegenüber nativen Daphnienarten keine ausreichend hohe Konkurrenzkraft zu besitzen (Kapitel 4), um bei diesen niedrigeren Temperaturen hohe Populationsdichten in den besiedelten Gewässern erreichen zu können. Die Ergebnisse der Konkurrenz-Studie (Kapitel 4) bestätigen die Annahme, dass die Temperatur einen relevanten Faktor für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* darstellen kann (z.B. Work & Gophen 1999a; Havel & Graham 2006). Ein passendes (z.B. hinsichtlich Temperatur/Klima) Habitat (Shea & Chesson 2002; Pyšek et al. 2009) und eine optimale Anpassung (z.B. hohe Temperaturtoleranz) einwandernder Arten daran können deren Etablierungserfolg entscheidend determinieren (Walther et al. 2009; Pyšek et al. 2009;

Zerebecki & Sorte 2011). Die beobachtete temperaturvermittelte Verschiebung in der kompetitiven Dominanz impliziert (Kapitel 4), dass eine hohe Temperaturtoleranz bei *Daphnia lumholtzi* eine Schlüsselanpassung für ihre erfolgreiche Etablierung in den südlichen Staaten der USA und möglicherweise auch ihre anschließende rasche Ausbreitung darstellen kann. Tatsächlich fanden Havel et al. (1995) und Havel et al. (2002), dass von *Daphnia lumholtzi* besiedelte nordamerikanische Seen und Reservoirs in Missouri neben einer tendenziell größeren Oberfläche auch wärmere Epilimnion-Temperaturen als nicht besiedelte Gewässer aufweisen. Frisch & Weider (2010) fanden in Laborexperimenten bei mehreren *Daphnia lumholtzi* Klonen aus dem Lake Texoma (Texas) Unterschiede in deren Temperaturtoleranz und stellten weiterhin auch eine saisonale und räumliche genetische Variation (Heterogenität in Genotypfrequenzen) bei der *Daphnia lumholtzi* Population im See fest. Havel & Medley (2006) vermuteten bereits, dass *Daphnia lumholtzi* aufgrund einer hohen Temperaturtoleranz auch den Transport (als lebende Individuen und in Dauereiform) in Freizeitbooten überleben kann, die primär für ihre Verbreitung zwischen den Seen in den unterschiedlichen nordamerikanischen Staaten verantwortlich gemacht werden (Havel & Stelzl-Schwent 2000). Eine hohe Temperaturtoleranz von *Daphnia lumholtzi* (Kapitel 4) könnte vermutlich auch erklären, warum die invasive Daphnienart diese Vielzahl unterschiedlicher Habitate und Klimata/Temperaturbereiche in Nordamerika besiedeln konnte. Die Klimaveränderung (Erwärmung) fördert zunehmend Gebietserweiterungen warm-adaptierter exotischer Arten (z.B. Stachowicz et al. 2002; Walther et al. 2002, 2009), wie wohl auch diejenige von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika. Da native Arten höchst wahrscheinlich vermehrt durch hohe Temperaturen (z.B. Erreichen ihres Temperaturtoleranzlimits) gestresst sind (z.B. Moore et al. 1996; Dukes & Mooney 1999; Holzapfel & Vinebrooke 2005; Zerebecki & Sorte 2011), kann sich die kompetitive Dominanz in Richtung warm-adaptierter (temperaturtoleranter) Einwanderer verschieben, wie auch unsere Konkurrenz-Studie zeigen konnte (Kapitel 4). Da aktuelle Studienergebnisse nahelegen, dass die Invasion von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika noch andauert (Frisch et al. 2013), könnten Dominanzvorteile von *Daphnia lumholtzi* gegenüber konkurrierenden nativen Daphnienarten bei warmen Sommertemperaturen (Kapitel 4) sowohl unter der gegenwärtigen als auch unter der erwarteten zukünftigen Klimaerwärmung (IPCC 2007) nicht nur verheerende Auswirkungen für das native Zooplankton und folglich auch deren Prädatoren bedingen, sondern auch die native nordamerikanische Ökosystemfunktion enorm beeinflussen und potentiell die gesamte nordamerikanische Biodiversität bedrohen.

Die Temperatur (Toleranz hoher Temperaturen) kann jedoch mit Sicherheit nicht alleine für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* verantwortlich sein, da diese in den nordamerikanischen Gewässern ebenfalls eng mit planktivorer Prädation durch Fische korreliert (Kolar et al. 1997; Lienesch & Gophen 2001). Meine bisherigen Ergebnisse konnten bereits zeigen, dass Fisch- und *Chaoborus* Prädation von Bedeutung sind, da *Daphnia lumholtzi* aufgrund ihrer langen morphologischen Verteidigungen gut gegen diese nativen Prädatoren geschützt ist (Kapitel 2). Weiterhin haben meine bisherigen Ergebnisse belegt, dass Fischprädation wohl von besonders großer Relevanz ist, da *Daphnia lumholtzi* mittels ihrer einzigartigen induzierbaren Verteidigungen gegen Fische gegenüber einer konkurrierenden nativen Daphnienart sogar bereits bei 20°C einen Selektionsvorteil unter Fischprädation erlangt (Kapitel 3). Hingegen zeigten meine Ergebnisse aber auch, dass die Temperatur beziehungsweise ein Temperatureffekt ebenfalls relevant ist, da *Daphnia lumholtzi* aufgrund einer hohen Temperaturtoleranz gegenüber einer konkurrierenden nativen Daphnienart bei einer warmen Temperatur in Prädatorenabwesenheit kompetitiv dominiert (Kapitel 4). Die zusammengefassten Ergebnisse meiner Studien belegen die Relevanz von Fisch- und *Chaoborus* Prädation, Temperatur und interspezifischen Konkurrenzinteraktionen für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* (Kapitel 2-4) und deuten eine Kombination und/oder sogar eine Synergie mehrerer Faktoren als Erklärung an.

Kombination (und/oder Synergie) mehrerer Faktoren für den Invasionserfolg

Unser Review (Kapitel 5) verdeutlicht die Verbindung zwischen biologischen Invasionen mit der Klimaveränderung und dem Phänomen der phänotypischen Plastizität. Die Integration dieser aktuell brisanten Themengebiete ist wichtig für das Verständnis der Biologie vieler Arten, ihres Informationstransfers und allgemeiner Interaktionen mit anderen Organismen. In unserem Artikel legten wir den Fokus auf die drei unterschiedlichen Stufen des Invasionsprozesses (Kapitel 5), wie auch bereits einige frühere Studien (z.B. Kolar & Lodge 2001; Richardson & Pyšek 2006; Theoharides & Dukes 2007; Hellmann et al. 2008; Walther et al. 2009; Keller & Perrings 2010). Die bisherigen typischen Definitionen einer invasiven Art beinhalteten jedoch den Faktor der menschlichen Vermittlung lediglich am Einführungsprozess (Richardson & Pyšek 2006; Lockwood et al. 2007). Heutzutage reagieren allerdings viele Arten auf die Klimaveränderung (Erwärmung) mit der Verschiebung ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete in Richtung der Pole oder in größere Höhen (z.B. Parmesan et al. 1999; Parmesan & Yohe 2003). Diese Arten mussten dabei jedoch keine geographische

Ausbreitungsbarriere mittels menschlicher Hilfe überwinden. Somit bestehen Unterschiede (z.B. hinsichtlich der Geschwindigkeit) zwischen natürlichen Migrationsprozessen und anthropogen verursachten Gebietserweiterungen (Invasionen). Die Definition einer invasiven Art sollte jedoch unbedingt den Zustand menschlicher Vermittlung beinhalten. Diese kann jedoch auch an anderen Stellen als am Einführungsprozess erfolgen. So ermöglicht die anthropogen verursachte Klimaveränderung einigen Arten eine erfolgreiche Etablierung in neuen Regionen, in denen sie sich aufgrund ungeeigneter klimatischer/Temperaturbedingungen (z.B. Temperaturbeschränkungen) bislang nicht etablieren konnten und folglich dort auch nicht vorkamen. Würden wir solche Arten als „invasiv“ bezeichnen, würden wir eine andere Definition als die oben beschriebene verwenden, da hier der Mensch die Schritte 2 (Etablierung) und 3 (Ausbreitung) des Invasionsprozesses beeinflusst. Angesichts der Klimaveränderung schien daher die Neudefinition einer „invasiven Art“ dringend erforderlich, wie einige Forscher zuvor bereits gefordert hatten (Hellmann et al. 2008; Rahel & Olden 2008; Walther et al. 2009; Burgiel & Muir 2010). Gemäß unserer in diesem Artikel vorgeschlagenen Neudefinition sollte eine invasive Art alle Stufen des Invasionsprozesses überwunden haben, wobei mindestens einer der drei Schritte durch den Menschen gefördert wurde (Kapitel 5). Es existieren bereits viele invasive Arten, bei denen alle drei Invasionsschritte durch den Menschen begünstigt wurden, wie deren Einführung mittels menschlichen Transports und deren Etablierung plus Ausbreitung durch die anthropogen verursachte Klimaveränderung. Als derartige Beispiele lassen sich unabsichtlich in Nordamerika (und vielen anderen Teilen der Erde) eingeführte, invasive Insektenarten anführen, wie der Schwammspinner *Lymantria dispar* und die Asiatische Tigermücke *Aedes albopictus*. Unter der Klimaveränderung wird erwartet, dass diese invasiven Insektenarten ihre nicht-nativen Gebiete noch erweitern vergrößern können (Benedict et al. 2007; Régnière et al. 2009). Invasive Arten verfügen oftmals über breite oder hohe klimatische/Temperaturtoleranzen (Pyšek et al. 2009; Walther et al. 2009; Zerebecki & Sorte 2011), die ihnen eine effektive Konkurrenz mit nativen Arten ermöglichen (Dukes & Mooney 1999; Shea & Chesson 2002; Burgiel & Muir 2010). So begünstigt die Klimaerwärmung offensichtlich exotische Arten aus wärmeren Gebieten/Klimaregionen (Dukes & Mooney 1999; Stachowicz et al. 2002; Walther et al. 2002, 2009; Holzapfel & Vinebrooke 2005; Burgiel & Muir 2010).

In dieser Hinsicht stellt die in Nordamerika eingewanderte Zooplanktonart *Daphnia lumholtzi* ein besonders zutreffendes Beispiel dar. Der kommerzielle Besatz von Reservoiren mit nicht-nativen, afrikanischen Fischarten scheint ihre unbeabsichtigte Einführung verursacht zu haben

(Sorensen & Sterner 1992; Havel & Hebert 1993). Eine hohe Temperaturtoleranz bei *Daphnia lumholtzi* könnte unter der gegenwärtigen Klimaerwärmung einen Konkurrenzvorteil gegenüber nativen nordamerikanischen Daphnienarten bedingen. In der Tat haben meine bisherigen Ergebnisse gezeigt, dass eine temperaturbedingte Verschiebung in der kompetitiven Dominanz zwischen *Daphnia lumholtzi* und einer nordamerikanischen Daphnienart in Räuberabwesenheit bei einer warmen Temperatur auftritt (Ergebnisse aus Kapitel 4). Dieser eindeutige Temperatureffekt impliziert, dass eine hohe Temperaturtoleranz bei *Daphnia lumholtzi* ihre Etablierung und potentiell auch ihre anschließende rasche Ausbreitung in Nordamerika unter der Klimaveränderung gefördert hat. Allerdings kann dies nicht die einzige Erklärungsmöglichkeit darstellen, da meine weiteren Ergebnisse zeigen konnten, dass eine durch Prädatoren induzierte phänotypische Plastizität bei *Daphnia lumholtzi* ebenfalls eine wichtige Determinante für ihren Invasionserfolg repräsentieren kann. Die induzierbare morphologische Verteidigung gegen Fische bietet *Daphnia lumholtzi* einen bedeutsamen Vorteil in der Konkurrenz mit einer nativen nordamerikanischen Daphnienart unter Fischprädaion (Ergebnisse aus Kapitel 3). Diese kombinierten Ergebnisse lassen darauf schließen, dass sowohl eine morphologische (phänotypisch plastische) Verteidigung gegen Prädatoren als auch eine hohe Temperaturtoleranz den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika begünstigt haben. Die Integrierung von biologischen Invasionen, der Klimaveränderung und phänotypischer Plastizität stellt ein wichtiges Ziel der integrativen Biologie dar. Zukünftige Untersuchungen anderer invasiver Arten sollten daher ebenfalls diese (und idealerweise noch weitere) Themengebiete integrativ betrachten, um Gründe, mögliche Kombinationen und potentielle Synergien unterschiedlicher Faktoren für deren Invasionserfolg detektieren zu können.

Die zusammengefassten Ergebnisse meiner Studien belegen, dass *Daphnia lumholtzi* aufgrund ihrer langen morphologischen Verteidigungen gegen native vertebrate (Fische) und invertebrate (*Chaoborus*) Prädatoren optimal geschützt ist (Kapitel 2), bereits bei einer moderaten Temperatur (20°C) durch ihre induzierbaren morphologischen Verteidigungen gegenüber einer konkurrierenden nativen Daphnienart einen bedeutsamen Selektionsvorteil unter Fischprädaion erlangt (Kapitel 3) sowie mittels einer hohen Temperaturtoleranz gegenüber einer konkurrierenden nordamerikanischen Daphnienart in Räuberabwesenheit einen Dominanzvorteil bei einer warmen Temperatur erlangt (Kapitel 4). Folglich scheint eine Kombination aus hoher Temperaturtoleranz und (permanenter und induzierbarer) morphologischer Verteidigung für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika verantwortlich zu sein (Ergebnisse aus den Kapiteln 2-4).

Die kombinierten Ergebnisse meiner Studien implizieren (Kapitel 2-4), dass *Daphnia lumholtzi* bei moderaten (Frühjahr/Spätherbst) und leicht erhöhten Temperaturen (Frühsommer/-herbst) gegenüber nativen Daphnienarten keine ausreichend hohe Konkurrenzkraft besitzt und daher nicht dominieren kann (Kapitel 4). Allerdings besteht die Möglichkeit, dass *Daphnia lumholtzi* bereits bei moderaten Temperaturen von ihrer morphologischen Verteidigung gegen unterschiedliche native vertebrate und invertebrate Prädatoren profitieren kann (Kapitel 2) und mittels ihrer induzierbaren/-ten Verteidigungen gegen Fische gegenüber nativen Konkurrenten einen Selektionsvorteil unter vertebrater Prädation erlangen kann (Kapitel 3). Warme Sommertemperaturen können mittels einer hohen Temperaturtoleranz gegenüber konkurrierenden nativen Daphnienarten bei *Daphnia lumholtzi* einen Dominanzvorteil bedingen (Kapitel 4), der durch ihre morphologischen Verteidigungen gegen native Prädatoren (Kapitel 2 & 3) vermutlich synergistisch ergänzt wird. Die Kombination der hier erforschten Erfolgsfaktoren von *Daphnia lumholtzi* und daraus resultierender, potentiell synergistischer Vorteile gegenüber nativen Konkurrenten können höchst wahrscheinlich ihre weitere Ausbreitung in Nordamerika begünstigen. Die bei *Daphnia lumholtzi* vorhandene breite Genotyp- und Phänotyp-Variabilität trägt vermutlich ebenfalls dazu bei, dass sich die exotische Daphnienart schnell und adäquat an unterschiedlich vorherrschende abiotische (z.B. verschiedene Klimata/Temperaturbedingungen und Habitate) und biotische Umweltbedingungen (z.B. variablen Prädations- und Konkurrenzdruck) der neuen Ökosystemen adaptieren konnte und dies wohl auch weiterhin noch kann. Darin scheint der Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* – zumindest teilweise – begründet zu sein. Zusammenfassend belegen die Ergebnisse meiner Studien die Relevanz von biotischen (Prädation und Konkurrenz) und abiotischen Faktoren (Temperatur) für den Invasionserfolg von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika (Kapitel 2-4) und zeigen eine vielseitige und potentiell synergistische Erklärung für den Einwanderungserfolg dieser Zooplanktonart auf.

Potentielle ökologische Konsequenzen der Invasion von *Daphnia lumholtzi*

Entgegen der Annahme vieler Forscher, dass die Invasion von *Daphnia lumholtzi* keine, nur geringe oder keine negativen Auswirkungen hat, deuten die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit (Kapitel 2-4) negative Konsequenzen für die nativen limnischen Gemeinschaften an. Ebenso fanden einige Studien bereits Beeinträchtigungen nordamerikanischer Zooplanktongemeinschaften durch die invasive *Daphnia lumholtzi*. Dzialowski et al. (2000) stellten bereits fest, dass von *Daphnia lumholtzi* besiedelte Reservoirs in Kansas deutlich

geringere *Diaphanosoma* Dichten aufwiesen als nicht besiedelte Gewässer. Kolar et al. (1997) beobachteten nach der *Daphnia lumholtzi* Invasion im Lake Springfield (Illinois) einen dramatischen Abundanzrückgang nativer Daphnienarten. Zudem stellten die Forscher eine Verschiebung von >75% Cladoceren zu >75% Copepoden-Larven während des Crustaceenzooplankton-Frühjahrspeaks fest. Als dafür verantwortliche indirekte Mechanismen vermuteten die Forscher einerseits eine interspezifische Spätsommerkonkurrenz mit *Daphnia lumholtzi*, die möglicherweise einen Abundanzrückgang überwinternder Adultstadien nativer Zooplanktonarten bedingt hat. Andererseits nahmen Kolar et al. (1997) auch an, dass eine selektive Vermeidung von *Daphnia lumholtzi* durch Fischprädatoren den Prädationsdruck auf natives Zooplankton verstärkt haben könnte und somit ebenfalls die Zusammensetzung der Frühjahrszooplanktongemeinschaft negativ beeinflusst hat. Diese beiden Vermutungen können durch die Ergebnisse meiner Untersuchungen (Kapitel 2-4) zumindest teilweise belegt werden. Die in dieser Arbeit gezeigten Vorteile von *Daphnia lumholtzi* (Kapitel 2-4) haben eindeutig das Potential massive Störungen der nativen nordamerikanischen Zooplanktongemeinschaften (z.B. Beeinflussung und Verdrängung nativer Zooplanktonarten), der höheren trophischen Ebene (z.B. Abundanzrückgang vertebrater und invertebrater Prädatoren), des gesamten limnischen Nahrungsnetzes (z.B. veränderte inter- und intraspezifische Interaktionen), der eingewanderten Ökosysteme (z.B. veränderte Ökosystemfunktion und -struktur) und sogar der gesamten nordamerikanischen Biodiversität (z.B. Biodiversitätsverlust durch Extinktion nativer Arten) zu verursachen. Hinsichtlich der Auswirkungen von *Daphnia lumholtzi* auf die Artengemeinschaften in Nordamerika besteht allerdings noch enormer Forschungsbedarf.

Die in dieser Arbeit unter nativer Prädation und bei einer hohen Temperatur gefundenen Vorteile von *Daphnia lumholtzi* (Kapitel 2-4) tragen höchst wahrscheinlich zu ihrer Ausbreitung in Nordamerika bei. Aktuelle genetische Analysen (Mikrosatelliten-Marker) hinsichtlich der Invasionshistorie von *Daphnia lumholtzi* von Frisch et al. (2013) deuten eine erste Einführung im Süden von Nordamerika mit anschließender Ausbreitung nordwärts und mehrfache spätere (und wohl noch andauernde) Einführungen – möglicherweise sowohl aus dem nativen Gebiet (mindestens zwei Quellregionen, einschließlich Afrika und Asien) als auch durch sekundäre Ausbreitung von früher eingewanderten Orten aus – an. Mehrfache Einführungsereignisse können den Etablierungserfolg (und die anschließende Ausbreitung) exotischer Arten in neuen Gebieten erhöhen (Kolar & Lodge 2001; Lockwood et al. 2005). Weiterhin schien die in der Studie von Frisch et al. (2013) gefundene Variation in der geographischen genetischen Struktur der nordamerikanischen *Daphnia lumholtzi*

Populationen im Zusammenhang mit der Invasionshistorie (Jahr der ersten Entdeckung) und der Temperatur (Breitengradtemperaturgradient; eventuell als Folge ihrer tropischen Herkunft) zu stehen. Die Ergebnisse meines Konkurrenzexperiments bei einer hohen Temperatur (28°C; Kapitel 4), die optimale Entwicklung von *Daphnia lumholtzi* bis zu einer Temperatur von 30°C (Work & Gophen 1999b; Lennon et al. 2001) und die Ergebnisse genetischer Untersuchungen (Frisch et al. 2013) implizieren die weitere Gebietsausdehnung von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika. Da *Daphnia lumholtzi* sich bei Temperaturen unterhalb von 10°C nur relativ schlecht entwickelt (Lennon et al. 2001), kann dies ihre Gebietserweiterung einschränken. Allerdings wird *Daphnia lumholtzi* bereits heute teilweise (z.B. in südlichen Gebieten Nordamerikas) auch im Winter (Überwinterung als Adultiere) gefunden, wenn auch in geringer Abundanz (Temperaturen < 6°C; z.B. Frisch & Weider 2010). Mit dem erwarteten globalen Temperaturanstieg von bis zu 4°C in den nächsten 100 Jahren (IPCC 2007) würde sich die geographische Beschränkung von *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika sicherlich verringern. Dabei könnten die sexuell produzierten, äußerst resistenten Dauereier von *Daphnia lumholtzi* ebenfalls eine wichtige Rolle spielen. *Daphnia lumholtzi* produziert diese Latenzeier schneller und in größerer Anzahl als einige native Daphnienarten (z.B. *Daphnia pulicaria* und *Daphnia magna*; Acharya et al. 2006). Weiterhin sind die Dauereier von *Daphnia lumholtzi* durch lange Anheftungsstrukturen und Haare optimal an eine Verbreitung angepasst (Benzie 1988, 2005; Havel & Hebert 1993), was folglich ihre weitere Ausbreitung in Nordamerika begünstigen kann. Unter der Klimaerwärmung könnten wärmere Frühjahrstemperaturen ein früheres Schlüpfen von *Daphnia lumholtzi* aus ihren Dauereiern bedingen, während wärmere Wintertemperaturen ein vermehrtes Überwintern als Adultiere ermöglichen könnten. Dadurch würde sich die saisonale Abundanz von *Daphnia lumholtzi* und folglich die saisonale Überschneidung mit nativen Zooplanktonarten deutlich verlängern. Mit bislang noch unbekannten Konsequenzen für die residenten nativen Arten, deren Interaktionen und die besiedelten Ökosysteme.

Notwendigkeit der Bestimmung wichtiger Invasionsparameter

Das generelle Ziel der vorliegenden Arbeit war, zum dringend notwendigen Verständnis der Charakteristika invasiver Arten, besonders in bisher zu wenig erforschten aquatischen Ökosystemen, beizutragen und die schwierige Identifizierung wichtiger Invasionsparameter zu unterstützen.

Die Ergebnisse dieser Dissertation sollten weiterhin zum grundlegenden Verständnis und der Invasivität von *Daphnia lumholtzi* beitragen, möglicherweise zum Management der invasiven Art in Nordamerika dienen und Anhaltspunkte für potentiell noch nicht detektierte Auswirkungen von *Daphnia lumholtzi* liefern. Insbesondere in Süßwasser-Ökosystemen sind invasive Arten die wichtigsten direkten Verursacher von Ökosystemveränderungen (z.B. Struktur, Funktion und Erbringung von Dienstleistungen) und nativem Biodiversitätsverlust (z.B. Extinktion von Arten; Millennium Ecosystem Assessment 2005) und repräsentieren daher enorm wichtige Forschungsobjekte zur Untersuchung der Mechanismen ihres Invasionserfolgs.

Die Ergebnisse dieser Arbeit haben gezeigt, dass scheinbar eine Kombination und/oder möglicherweise sogar eine Synergie mehrerer Faktoren – morphologische (permanente und induzierbare) Verteidigungen und eine hohe Temperaturtoleranz – für den Einwanderungserfolg der invasiven Zooplanktonart *Daphnia lumholtzi* in Nordamerika verantwortlich ist (Kapitel 2-5). Da diese Invasion vor noch nicht allzu langer Zeit stattfand und vermutlich auch zukünftig noch andauert, bietet *Daphnia lumholtzi* weiterhin ein spannendes Forschungsobjekt, das verschiedenste Bereiche der Biologie vereint.

Insbesondere bei aquatischen Neozoen besteht hinsichtlich der Identifizierung und Untersuchung von Schlüsselfaktoren für deren Invasionserfolg noch enormer Forschungsbedarf. Diesen gilt es in weiteren Studien zu bearbeiten, um zukünftige Invasionen möglicherweise besser vorhersagen und potentiell verhindern zu können. Sind eingeführte Arten erst einmal erfolgreich etabliert, ist deren Bekämpfung und Eliminierung oftmals schwierig bis unmöglich. Daher sind weitere Studien und Strategien dringend erforderlich, die zur Prävention zukünftiger Invasionen, zum Management bereits erfolgreicher invasiver Arten und potentiell verheerender Auswirkungen beitragen können (Mack et al. 2000; Lodge et al. 2006; Hulme et al. 2008; Burgiel & Muir 2010; Keller & Perrings 2010). Die globale Biodiversität und Ökosystemfunktion haben sich in den letzten 50 Jahren durch invasive Arten, wie auch durch die Klimaveränderung, drastisch verändert und werden auch zukünftig die globale Vielfalt bedrohen (Sala et al. 2000; Millennium Ecosystem Assessment 2005). Daher sollte der Erforschung von invasiven Arten, deren Synergien mit der Klimaveränderung und daraus resultierenden Konsequenzen (Walther et al. 2002, 2009; Hellmann et al. 2008; Rahel & Olden 2008; Burgiel & Muir 2010), wie auch Synergien zwischen phänotypisch plastischen Einwanderern und der Klimaveränderung (Chown et al. 2007; Chown & Gaston 2008) in Zukunft noch größere Aufmerksamkeit gewidmet werden, um zum Schutz der globalen Vielfalt beitragen zu können.

Mögliche Einschränkungen und weitere Untersuchungsansätze (Ausblick)

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen (Kapitel 2-4) lassen sich sicherlich nicht auf alle nativen Daphnienarten und Klone übertragen. Um die Allgemeingültigkeit dieser Ergebnisse zu unterstreichen, sind weitere Untersuchungen unabdingbar:

Hinsichtlich einer Schutzwirkung der morphologischen Verteidigungen (Helm und Spina) von *Daphnia lumholtzi* (Kapitel 2) könnten Prädationsexperimente unter Verwendung weiterer *Daphnia lumholtzi* Klone, durch verschiedene Fischarten und möglicherweise auch durch invertebrate Prädatoren (*Chaoborus* Larven und z.B. *Leptodora*) induzierte versus nicht-induzierte Individuen von *Daphnia lumholtzi*, *Daphnia lumholtzi* im Vergleich zu unterschiedlichen nordamerikanischen Daphnienarten, hinsichtlich der Dornen von *Daphnia lumholtzi* naiven versus erfahrenen Fischen, diversen Prädatordichten sowie unter einem variierendem Prädationsdruck weitere dringend erforderliche Erkenntnisse für das Verständnis von *Daphnia lumholtzi*, ihre möglichen Auswirkungen auf native Daphnienarten und deren Prädatoren sowie ihre Invasivität in Nordamerika liefern.

Obwohl die in diesen Konkurrenzexperimenten verwendete native Daphnienart (*Daphnia pulicaria*) häufig in nordamerikanischen Seen vorkommt, lassen sich die Ergebnisse (Kapitel 3) nicht auf alle nativen Daphnienarten und Klone übertragen. Daher wäre es interessant, die Hypothese eines Selektionsvorteils von *Daphnia lumholtzi* unter Fischprädation in Konkurrenz mit weiteren nordamerikanischen Daphnienarten, anderen planktivoren Fischarten, unterschiedlichen Fischkairomonkonzentrationen, diversen abiotischen Bedingungen (z.B. Ressourcendichte, Temperatur, Licht) und möglicherweise über einen noch längeren Untersuchungszeitraum zu testen. Aufschlussreich wäre sicherlich auch noch zu klären, ob der konstitutiv verteidigte *Daphnia lumholtzi* AR Klon (Kapitel 2 & 3) bei einem verstärkten (z.B. höheren und/oder dauerhaften) Prädationsdruck durch Fische einen Vorteil gegenüber Fischkairomon induzierten *Daphnia lumholtzi* Klonen erlangen kann.

Ein Vergleich der Effizienz unterschiedlicher Verteidigungsstrategien (z.B. Anpassungen der Morphologie, *life history* und/oder des Verhaltens wie z.B. Vertikalwanderung) gegen vertebrate Prädatoren zwischen *Daphnia lumholtzi* und nativen nordamerikanischen Daphnienarten könnte weiteren Aufschluss über deren jeweilige Verteidigungsstärke geben und wichtige Hinweise für die Invasivität von *Daphnia lumholtzi* liefern.

Einen Konkurrenzvorteil von *Daphnia lumholtzi* gegenüber nativen Daphnienarten in Prädatorabwesenheit bei warmen Temperaturen (Kapitel 4) gilt es bei noch höherer Temperatur (z.B. 30°C), mit weiteren nativen Daphnienarten und Klonen, unterschiedlichen

Ressourcendichten und über einen noch etwas längeren Experimentzeitraum durchzuführen, um einen Dominanzvorteil mittels einer höheren Temperaturtoleranz bei *Daphnia lumholtzi* zu verifizieren.

Im Hinblick auf die Klimaveränderung könnten Untersuchungen zur Temperaturtoleranz bei verschiedenen *Daphnia lumholtzi* Klonen und Experimente zur Induzierbarkeit ihrer morphologischen Strukturen (Helm und Spina) durch hohe Temperaturen weitere dringend notwendige Erkenntnisse für ihren Invasionserfolg und ihre zukünftige Ausbreitung in Nordamerika bringen.

Die Untersuchung möglicher Synergien der in dieser Arbeit erforschten Schlüsselfaktoren (Kapitel 2-4) stellt ein weiteres äußerst wichtiges Forschungsgebiet dar. In diesem Zusammenhang wären kontrollierte Freilandexperimente (z.B. in experimentellen Planktonröhren) mit *Daphnia lumholtzi* und nativen nordamerikanischen Daphnienarten sicherlich aufschlussreich. In Deutschland besteht jedoch weiterhin die Invasionsgefahr durch *Daphnia lumholtzi*. Folglich ist bei diesbezüglichen Experimenten besondere Vorsicht geboten, wie eine Konkurrenz-Studie mit *Daphnia lumholtzi* und europäischen Daphnienarten bereits angedeutet hat (Wittmann et al. 2013).

Die Klärung der genauen Herkunft der nordamerikanischen *Daphnia lumholtzi* Populationen und die Erforschung möglicher Auswirkungen der invasiven *Daphnia lumholtzi* auf die nativen nordamerikanischen Zooplanktonarten, deren vertebrate und invertebrate Prädatoren, die eingewanderten Ökosysteme und die nordamerikanische Biodiversität stellen ebenfalls noch enorm wichtige Untersuchungsfelder dar. Eine Vielzahl von Fragestellungen reizt zu weiteren Studien auf diesem interessanten Forschungsgebiet.

LITERATURVERZEICHNIS

- Acharya K, Jack JD, Smith AS. (2006) Stoichiometry of *Daphnia lumholtzi* and their invasion success: are they linked? *Archiv für Hydrobiologie* 165, 433-453.
- Agrawal AA. (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294, 321-326.
- Baker SM, Levinton JS. (2003) Selective feeding by three native North American freshwater mussels implies food competition with zebra mussels. *Hydrobiologia* 505, 97-105.
- Barnhisel DR. (1991a) Zooplankton spine induces aversion in small fish predators. *Oecologia* 88, 444-450.
- Barnhisel DR. (1991b) The caudal appendage of the cladoceran *Bythotrephes cederstroemi* as defence against young fish. *Journal of Plankton Research* 13, 529-537.
- Barnhisel DR, Kerfoot WC. (2004) Fitting into food webs: behavioral and functional response of young lake trout (*Salvelinus namaycush*) to an introduced prey, the spiny cladoceran (*Bythotrephes cederstroemi*). *Journal of Great Lakes Research* 30, 300-314.
- Baskin Y. (1992) Africa's troubled waters. *BioScience* 42, 476-481.
- Benedict MQ, Levine RS, Hawley WA, Lounibos LP. (2007) Spread of the tiger: global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 7, 76-85.
- Benzie JAH. (1988) The systematics of Australian *Daphnia* (Cladocera: Daphniidae). Species descriptions and keys. *Hydrobiologia* 166, 95-161.
- Benzie JAH. (2005) *Cladocera: The genus Daphnia (including Daphniopsis) (Anomopoda: Daphniidae). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. Leiden: Backhuys Publishers.
- Blossey B, Nötzold R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83, 887-889.
- Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, Rogers WE, Siemann E, Prati D. (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144, 1-11.
- Brooks JL, Dodson SI. (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150, 28-35.
- Burgiel SW, Muir AA. (2010) *Invasive species, climate change and ecosystem-based adaptation: addressing multiple drivers of global change*. Washington, DC: Global Invasive Species Programme (GISP).
- Byers JE. (2000) Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* 81, 1225-1239.
- Çelik K, Schindler JE, Foris WJ, Knight JC. (2002) Predator-mediated coexistence of exotic and native crustaceans in a freshwater lake? *Biological Invasions* 4, 451-454.
- Chen CY, Folt CL. (2002) Ecophysiological responses to warming events by two sympatric zooplankton species. *Journal of Plankton Research* 24, 579-589.
- Chown SL, Gaston KJ. (2008) Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 275, 1469-1478.
- Chown SL, Slabber S, McGeoch MA, Janion C, Leinaas HP. (2007) Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 274, 2531-2537.

- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7, 721–733.
- Compton JA, Kerfoot WC. (2004) Colonizing inland lakes: consequences of YOY fish ingesting the spiny cladoceran (*Bythotrephes cederstroemi*). *Journal of Great Lakes Research* 30, 315–326.
- Crawley MJ. (1986) The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 314, 711–731.
- Daehler CC. (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 183–211.
- DeWitt TJ, Scheiner SM. (2004) *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford: Oxford University Press.
- Dicke, Sabelis MW. (1988) Infochemical Terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology* 2, 131–139.
- Dodson SI. (1974) Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: a new hypothesis of cyclomorphosis. *Limnology and Oceanography* 19, 721–729.
- Dodson SI. (1989) The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-induced morphology in *Daphnia*. *Oecologia* 78, 361–367.
- Dukes JS, Mooney HA. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution* 14, 135–139.
- Dzialowski AR. (2010) Experimental effect of consumer identity on the invasion success of a non-native cladoceran. *Hydrobiologia* 652, 139–148.
- Dzialowski AR, Smith VH. (2008) Nutrient dependent effects of consumer identity and diversity on freshwater ecosystem function. *Freshwater Biology* 53, 148–158.
- Dzialowski AR, Lennon JT, Smith VH. (2007) Food web structure provides biotic resistance against invasion attempts. *Biological Invasions* 9, 257–267.
- Dzialowski AR, O'Brien WJ, Swaffar SM. (2000) Range expansion and potential dispersal mechanisms of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi*. *Journal of Plankton Research* 22, 2205–2223.
- Dzialowski AR, Lennon JT, O'Brien WJ, Smith VH. (2003) Predator-induced phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology* 48, 1593–1602.
- East TL, Havens KE, Rodusky AJ, Brady MA. (1999) *Daphnia lumholtzi* and *Daphnia ambigua*: population comparisons of an exotic and a native cladoceran in Lake Okeechobee, Florida. *Journal of Plankton Research* 21, 1537–1551.
- Ehrlich PR. (1986) Which animal will invade? In: *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (eds H.A. Mooney & J.A. Drake), pp. 79–95. New York, NY: Springer.
- Elton CS. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen.
- Fey SB, Cottingham KL. (2011) Linking biotic interactions and climate change to the success of exotic *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology* 56, 2196–2209.
- Fey SB, Cottingham KL. (2012) Thermal sensitivity predicts the establishment success of nonnative species in a mesocosm warming experiment. *Ecology* 93, 2313–2320.
- Folt CL, Chen CY, Moore MV, Burnaford J. (1999) Synergism and antagonism among multiple stressors. *Limnology and Oceanography* 44, 864–877.

- Frisch D, Weider LJ. (2010) Seasonal shifts in genotype frequencies in the invasive cladoceran *Daphnia lumholtzi* in Lake Texoma, U.S.A. *Freshwater Biology* 55, 1327-1336.
- Frisch D, Havel JE, Weider LJ. (2013) The invasion history of the exotic freshwater zooplankter *Daphnia lumholtzi* (Cladocera, Crustacea) in North America: a genetic analysis. *Biological Invasions* 15, 817-828.
- Gliwicz ZM, Pijanowska J. (1989) The role of predation in zooplankton succession. In: *Plankton ecology: succession in plankton communities* (ed. U. Sommer), pp. 253-296. Berlin: Springer.
- Green J. (1967) The distribution and variation of *Daphnia lumholtzi* (Crustacea: Cladocera) in relation to fish predation in Lake Albert, East Africa. *Journal of Zoology* 151, 181-197.
- Harvell CD. (1990) The ecology and evolution of inducible defences. *The Quarterly Review of Biology* 65, 323-340.
- Havel JE, Graham JL. (2006) Complementary population dynamics of exotic and native *Daphnia* in North American reservoir communities. *Archiv für Hydrobiologie* 167, 245-264.
- Havel JE, Hebert PDN. (1993) *Daphnia lumholtzi* in North America: another exotic zooplankter. *Limnology and Oceanography* 38, 1823-1827.
- Havel JE, Medley KA. (2006) Biological invasions across spatial scales: intercontinental, regional, and local dispersal of cladoceran zooplankton. *Biological Invasions* 8, 459-473.
- Havel JE, Shurin JB. (2004) Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography* 49, 1229-1238.
- Havel JE, Stelzleni-Schwent J. (2000) Zooplankton community structure: the role of dispersal. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 27, 3264-3268.
- Havel JE, Colbourne JK, Hebert PDN. (2000) Reconstructing the history of intercontinental dispersal in *Daphnia lumholtzi* by use of genetic markers. *Limnology and Oceanography* 45, 1414-1419.
- Havel JE, Mabee WR, Jones JR. (1995) Invasion of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* into North American reservoirs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 151-160.
- Havel JE, Shurin JB, Jones JR. (2002) Estimating dispersal from patterns of spread: spatial and local control of lake invasions. *Ecology* 83, 3306-3318.
- Havens KE, East TL, Marcus J, Essex P, Bolan B, Raymond S, Beaver JR. (2000) Dynamics of the exotic *Daphnia lumholtzii* and native macro-zooplankton in a subtropical chain-of-lakes in Florida, U.S.A. *Freshwater Biology* 45, 21-32.
- Hebert PDN. (1995) *The Daphnia of North America: an illustrated Fauna*. CD-ROM, distributed by the author. Ontario: University of Guelph.
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS. (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology* 22, 534-543.
- Holzappel AM, Vinebrooke RD. (2005) Environmental warming increases invasion potential of alpine lake communities by imported species. *Global Change Biology* 11, 2009-2015.
- Hulme PE, Bacher S, Kenis M, Klotz S, Kühn I, Minchin D, Nentwig W, Olenin S, Panov V, Pergl J, Pyšek P, Roques A, Sol D, Solarz W, Vilà M. (2008) Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* 45, 403-414.

- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2007) *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva: IPCC.
- Jacobs J. (1967) Untersuchungen zur Funktion und Evolution der Zyklomorphose bei *Daphnia*, mit besonderer Berücksichtigung der Selektion durch Fische. *Archiv für Hydrobiologie* 62, 467-541.
- Jeschke JM, Strayer DL. (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 7198-7202.
- Jeschke JM, Gómez Aparicio L, Haider S, Heger T, Lortie CJ, Pyšek P, Strayer DL. (2012) Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota* 14, 1-20.
- Johnson JL, Havel JE. (2001) Competition between native and exotic *Daphnia*: *in situ* experiments. *Journal of Plankton Research* 23, 373-387.
- Kats LB, Dill LM. (1998) The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* 5, 361-394.
- Keane RM, Crawley MJ. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 164-170.
- Keller R, Perrings C. (2010) International policy options to reduce the harmful impacts of alien invasive species. UNEP Working Paper 3.
- Kolar CS, Lodge DM. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 199-204.
- Kolar CS, Wahl DH. (1998) Daphnid morphology deters fish predators. *Oecologia* 116, 556-564.
- Kolar CS, Boase JC, Clapp DF, Wahl DH. (1997) Potential effect of invasion by an exotic zooplankter, *Daphnia lumholtzi*. *Journal of Freshwater Ecology* 12, 521-530.
- Laforsch C, Tollrian R. (2004) Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecology* 85, 2302-2311.
- Laforsch C, Beccara L, Tollrian R. (2006) Inducible defenses: the relevance of chemical alarm cues in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 51, 1466-1472.
- Lass S, Spaak P. (2003) Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia* 491, 221-239.
- Lehman JT. (1987) Palearctic predator invades North American Great Lakes. *Oecologia* 74, 478-480.
- Lehman JT, Cáceres CE. (1993) Food-web responses to species invasion by a predatory invertebrate: *Bythotrephes* in Lake Michigan. *Limnology and Oceanography* 38, 879-889.
- Lemke AM, Stoeckel JA, Pegg MA. (2003) Utilization of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* by juvenile fishes in an Illinois River floodplain lake. *Journal of Fish Biology* 62, 938-954.
- Lennon JT, Smith VH, Williams K. (2001) Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success. *Journal of Plankton Research* 23, 425-434.
- Lienesch PW, Gophen M. (2001) Predation by inland silversides on an exotic cladoceran, *Daphnia lumholtzi*, in Lake Texoma, U.S.A. *Journal of Fish Biology* 59, 1249-1257.
- Lienesch PW, Gophen M. (2005) Size-selective predation by inland silversides on an exotic cladoceran, *Daphnia lumholtzi*. *Southwestern Naturalist* 50, 158-165.

- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 223-228.
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP. (2007) *Invasion Ecology*. Malden, MA: Blackwell.
- Lodge DM. (1993) Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 8, 133-137.
- Lodge DM, Williams S, MacIsaac HJ, Hayes KR, Leung B, Reichard S, Mack RN, Moyle PB, Smith M, Andow DA, Carlton JT, McMichael A. (2006) Biological invasions: recommendations for U.S. policy and management. *Ecological Applications* 16, 2035-2054.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10, 689-710.
- Maron JL, Vilà M. (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95, 361-373.
- Metzke BA, Pederson CL. (2006) Utilization of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* by *Gambusia affinis*. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 99, 67-74.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005) *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. Washington, DC: World Resources Institute.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA. (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 685-692.
- Mitchell SE, Halves J, Lampert W. (2004) Coexistences of similar genotypes of *Daphnia magna* in intermittent populations: response to thermal stress. *Oikos* 106, 469-478.
- Moore MV, Folt CL, Stemberger RS. (1996) Consequences of elevated temperatures for zooplankton assemblages in temperate lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 135, 289-319.
- O'Brien WJ, Slade NA, Vinyard GL. (1976) Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 57, 1304-1310.
- Orians GH. (1986) Site characteristics favoring invasions. In: *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (eds H.A. Mooney & J.A. Drake), pp. 133-148. New York, NY: Springer.
- Parker IM, Rodriguez J, Loik ME. (2003) An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology* 17, 59-72.
- Parnesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637-669.
- Parnesan C, Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42.
- Parnesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, 579-583.
- Pastorok RA. (1981) Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology* 62, 1311-1324.
- Pattinson KR, Havel JE, Rhodes RG. (2003) Invasibility of a reservoir to exotic *Daphnia lumholtzi*: experimental assessment of diet selection and life history responses to cyanobacteria. *Freshwater Biology* 48, 233-246.

- Pigliucci M. (2001) Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52, 273-288.
- Pohnert G, Steinke M, Tollrian R. (2007) Chemical cues, defence metabolites and the shaping of pelagic interspecific interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 198-204.
- Pyšek P, Jarošík V, Pergl J, Randall R, Chytrý M, Kühn I, Tichý L, Danihelka J, Chrtek jun J, Sádlo J. (2009) The global invasion success of Central European plants is related to distribution characteristics in their native range and species traits. *Diversity and Distributions* 15, 891-903.
- Rahel FJ, Olden JD. (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* 22, 521-533.
- Régnière J, Nealis V, Porter K. (2009) Climate suitability and management of the gypsy moth invasion into Canada. *Biological Invasions* 11, 135-148.
- Richardson DM, Pyšek P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30, 409-431.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 305-332.
- Sala OE, Chapin FS, III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NLR, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Schloesser DW, Nalepa TF, Mackie GL. (1996) Zebra mussel infestation of unionid bivalves (*Unionidae*) in North America. *American Zoologist* 36, 300-310.
- Sexton JP, McKay JK, Sala A. (2002) Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications* 12, 1652-1660.
- Shea K, Chesson P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 170-176.
- Smith LD. (2009) The role of phenotypic plasticity in marine biological invasions. In: *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management and geographic perspectives* (eds G. Rilov & J.A. Crooks), pp. 177-202. Berlin: Springer.
- Soeken-Gittinger LA, Stoeckel JA, Havel JE. (2009) Differing effects of suspended sediments on the performance of native and exotic *Daphnia*. *Freshwater Biology* 54, 495-504.
- Sorensen KH, Sterner RW. (1992) Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology* 28, 257-262.
- Stachowicz JJ, Terwin JR, Whitlatch RB, Osman RW. (2002) Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99, 15497-15500.
- Stibor H. (1992) Predator-induced life-history shifts in a freshwater cladoceran. *Oecologia* 92, 162-165.

- Stibor H, Lüning J. (1994) Predator-induced phenotypic variation in the pattern of growth and reproduction in *Daphnia hyalina* (Crustacea: Cladocera). *Functional Ecology* 8, 97-101.
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML. (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 645-651.
- Swaffar SM, O'Brien WJ. (1996) Spines of *Daphnia lumholtzi* create feeding difficulties for juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Journal of Plankton Research* 18, 1055-1061.
- Swar DB, Fernando CH. (1979) Seasonality and fecundity of *Daphnia lumholtzi* in Lake Phewa, Nepal. *Hydrobiologia* 64, 261-268.
- Theoharides KA, Dukes JS. (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* 176, 256-273.
- Tollrian R. (1994) Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars). *Archiv für Hydrobiologie* 130, 69-75.
- Tollrian R. (1995) *Chaoborus crystallinus* predation on *Daphnia pulex*: can induced morphological changes balance effects of body size on vulnerability? *Oecologia* 101, 151-155.
- Tollrian R, Dodson SI. (1999) Inducible defenses in *Cladocera*: constraints, costs, and multipredator environments. In: *The ecology and evolution of inducible defenses* (eds R. Tollrian & C.D. Harvell), pp. 177-202. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tollrian R, Harvell CD. (1999) *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tollrian R, von Elert E. (1994) Enrichment and purification of *Chaoborus* kairomone from water: further steps towards its chemical characterization. *Limnology and Oceanography* 39, 788-796.
- U.S. Geological Survey. (2013) Nonindigenous Aquatic Species Database. Gainesville, Florida. <http://nas2.er.usgs.gov/viewer/omap.aspx?SpeciesID=164>. Letzter Zugriff am 18.07.2013.
- Vilà M, Weiner J. (2004) Are invasive plants species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105, 229-238.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M, Westbrooks R. (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*. 21, 1-16.
- von Elert E, Pohnert G. (2000) Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach. *Oikos* 88, 119-128.
- Wang H, Dunning K, Elser JJ, Kuang Y. (2009) *Daphnia* species invasion, competitive exclusion, and chaotic coexistence. *Discrete and Continuous Dynamical Systems – Series B* 12, 481-493.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Walther G-R, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarošík V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov VE, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilà M, Vohland K, Settele J. (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 686-693.
- Werner EE, Hall DJ. (1974) Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55, 1042-1052.

- West-Eberhard MJ. (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Whitman DW, Agrawal AA. (2009) What is phenotypic plasticity and why is it important? In: *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences* (eds D.W. Whitman & T.N. Ananthakrishnan), pp. 1-63. Enfield, NH: Science Publishers.
- Williams JJ, Pederson CL. (2004) Diel vertical migration in *Daphnia lumholtzi* (Sars). *Journal of Freshwater Ecology* 19, 305-311.
- Wittmann MJ, Gabriel W, Harz E-M, Laforsch C, Jeschke JM. (2013) Can *Daphnia lumholtzi* invade European lakes? *NeoBiota* 16, 39–57.
- Work K, Gophen M. (1995) The invasion of *Daphnia lumholtzi* (SARS) into Lake Texoma (USA). *Archiv für Hydrobiologie* 133, 287-303.
- Work KA, Gophen M. (1999a) Environmental variability and the population dynamics of the exotic *Daphnia lumholtzi* and native zooplankton in Lake Texoma, U.S.A. *Hydrobiologia* 405, 11-23.
- Work KA, Gophen M. (1999b) Factors which affect the abundance of an invasive cladoceran, *Daphnia lumholtzi*, in U.S. reservoirs. *Freshwater Biology* 42, 1-10.
- Yan N, Pawson T. (1997) Changes in the crustacean zooplankton community of Harp Lake, Canada, following invasion by *Bythotrephes cederstræmi*. *Freshwater Biology* 37, 409-425.
- Yan N, Girard RE, Boudreau SA. (2002) An introduced invertebrate predator (*Bythotrephes*) reduces zooplankton species richness. *Ecology Letters* 5, 481-485.
- Yurista PM. (2000) Cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi* induced by temperature. *Freshwater Biology* 43, 207-213.
- Zaret TM. (1972) Predator-prey interaction in a tropical lacustrine ecosystem. *Ecology* 53, 248-257.
- Zaret TM. (1980) *Predation and freshwater communities*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Zerebecki RA, Sorte CJB. (2011) Temperature tolerance and stress proteins as mechanisms of invasive species success. *PLoS ONE* 6, e14806.

DANKSAGUNG

Ganz herzlich bedanken möchte ich mich bei meinem Doktorvater Prof. Dr. Ralph Tollrian für die prima Betreuung meiner Arbeit und die äußerst lehrreiche, kreative und freundschaftliche Zusammenarbeit. Er gab mir den Freiraum eigene Ideen zu verwirklichen, nahm sich stets Zeit für anregende Diskussionen und unterstützte mich bei allen meinen Projekten, wenn auch die meiste Zeit über größere geographische Distanz hinweg. Umso mehr konnte ich unsere persönlichen Treffen genießen!

Für die Vertretung meiner Arbeit vor der Fakultät (Erstgutachten) danke ich herzlichst Prof. Dr. Herwig Stibor.

Vielen Dank auch an Prof. Dr. Wilfried Gabriel, der es mir ermöglicht hat, meine Arbeit in seiner Arbeitsgruppe durchzuführen und mich dabei stets unterstützt hat.

Ein großes Dankeschön geht an Prof. Dr. Christian Laforsch, der oftmals als Kobetreuer bei meinen Projekten fungierte und mir dankenswerterweise einige seiner Daphnien-Aufnahmen (z.B. auch das Foto auf dem Titelblatt dieser Arbeit) zur Verfügung stellte. Aber nicht nur für das!

Bei Mechthild Kredler, Elena Osipova und Erika Hochmuth möchte ich mich ebenfalls ganz herzlich bedanken. Sie standen mir zu jeder Tages- und manchmal sogar auch Nachtzeit (z.B. beim Versuchsaufbau) mit Rat und Tat im Labor zur Seite, stellten den enormen Nachschub an Daphnien und Algen für meine „Mega-Experimente“ sicher und bereicherten den Uni-Alltag wirklich sehr!

Ein großer Dank gebührt auch meinen Praktikanten Johanna Engel, Andreas Modlmeier, Ralph Rösner und Renate Selmeier für ihre tatkräftige Unterstützung bei meinen Experimenten und die gute Zusammenarbeit.

Meinen Koautoren Prof. Dr. Ralph Tollrian, PD Dr. Jonathan M. Jeschke und Thomas Schreder danke ich für die tolle Zusammenarbeit.

Für die große Hilfsbereitschaft, jahrelange Unterstützung, gute Zusammenarbeit, zahlreichen Ratschläge, fruchtbaren Diskussionen, hilfreichen Kommentare, statistischen und fachlichen Beratungen, Einweisungen in Analyse-Geräte oder Methoden, Gutachten, *Chaoborus* Fang-Ausflüge, Workshop-Einladung, Urlaubsvertretung, freundschaftliche Arbeitsatmosphäre, gemeinsame Labor- und Zimmerkollegen-Zeit, privaten Gespräche, vielen schönen und lustigen Momente geht ein herzlicher Dank an meine Kollegen (ihr wisst sicher alle für was): Dr. Sabine Bernhard, Peter Brunner, Andreas Buckenmaier, Shana Dammel, Prof. Dr. Sebastian Diehl, Dr. Michael Effenberger, Dr. Kathrin Euringer, Anja Fenzl, Dr. Sabine Gießler, Sybille Glöckl, Christoph Haacke, Dr. Andreas Haas, Prof. Dr. John Havel, Dr. Tina Heger, Quirin Herzog, PD Dr. Martin Heß, Stefan Hintsche, Hannes Imhof, Dr. Christoph Jäger, PD Dr. Jonathan Jeschke, Dr. Alexis Katechakis, Prof. Dr. Christian Laforsch, Dr. Elke Maier, Dr. Claudia Mathes, Birgit Meyer, Dr. Peter Molnar, Maike Nebauer (in Memoriam), Dr. Wolfgang Niggel, Dr. Beate Nürnberger, Stefan Ober, Max Rabus, Vanessa Reininger, Andrea Rössler, Fabian Scheipl, Dr. Kathrin Schoppmann, Robert Sigl, Scott Stevens, Dr. Irene van der Stap, Julia von Vopelius-Feldt, Christian Wagner, Prof. Dr. Dr. Elisabeth Weiß, PD Dr. Volker Witte, Meike Wittmann, Dr. Justyna Wolinska und allen anderen

Kollegen aus den Abteilungen „Evolutionsökologie“, „Aquatische Ökologie“ und „Verhaltensökologie.

Diese Arbeit wurde dankenswerterweise durch Promotionsstipendien der Hanns-Seidel-Stiftung e.V. und im Rahmen des HWP der Ludwig-Maximilians-Universität München gefördert. Ein Dankschön geht auch an in dieser Zeit kennen gelernte Mitstipendiaten.

Ein großes Dankeschön gilt auch meinen Kollegen bei MW Office, die viel Verständnis gezeigt haben und mich stets unterstützt haben.

Ebenso danke ich ganz herzlich meinen Freunden, die mich immer wieder aufgebaut und bestärkt haben. Yvonne Siegl und ihren Kollegen in der Druckerei Vogl ein großes Dankeschön für die Unterstützung beim Drucken dieser Arbeit!

Allerherzlichst bedanken möchte ich mich bei meinen Eltern, meinen Schwestern Cornelia und Johanna, meiner gesamten Familie und meinen Schwiegereltern, die mich jederzeit liebevoll unterstützt, mit vielen guten Ratschlägen versorgt und immer an mich geglaubt haben.

Ein ganz besonderer Dank geht an meinen Mann Mark Schützendorf für seine außerordentliche Geduld, sein immenses Verständnis, seine Liebe und für alles andere...!!!

Zuallerletzt geht noch ein Mega-Dankschön an meine Daphnien, ohne die diese Arbeit nicht realisierbar gewesen wäre!

LEBENS LAUF**Persönliche Angaben**

Name	Katharina Barbara Johanna Engel
05/12/1975	geboren in München
Familienstand	verheiratet (geb. Engel)
Staatsangehörigkeit	deutsch

Berufserfahrung

seit 07/2013	PR-Juniorberaterin bei MW Office, Ismaning
10/2008 – 06/2013	PR-Assistentin bei MW Office, Gesellschaft für Marketing und Werbung mbH, Ismaning
07/2005 – 02/2006	Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Ökologischen Institut der Ludwig-Maximilians-Universität (LMU) München, Mitarbeit bei DFG-Projekt (Abteilung Evolutionsökologie) in Kooperation mit der Universität Leipzig (Institut für Experimentelle Physik II)
2002	Ehrenamtliche Mitarbeit bei ökologischen Kindergeburtstagen im Ökologischen Bildungszentrum München (ÖBZ), München
1998 – 2002	Sekretariatsaushilfe in Rechtsanwaltskanzlei Dr. Engel & Kollegen, München
1998 – 2002	Selbständige/freiberufliche Tätigkeiten: Hostess auf Messen und Firmenveranstaltungen, Organisatorin von Werbemaßnahmen und Veranstaltungen, Teamleiterin und selbständige Koordinatorin einer bayernweiten Merchandising-Aktion bei verschiedenen deutschen Banken, Messe- und Werbe-Agenturen, unterschiedliche Einsatzorte in Bayern
1996 – 1997	Messehostess und Servicekraft auf Firmenveranstaltungen und Messen bei Hoffmann Gastronomie & Catering, München
1995 – 1996	Altenpflegerin bei Evangelischer Diakonie und privat, München
1993 – 1994	Markt- und Meinungsforschungstätigkeit bei CAM International GmbH, München

Ausbildung

seit 10/2002	Promotion an der LMU München (Abteilung Evolutionsökologie am Ökologischen Institut); „Morphologische Verteidigungen und Temperaturtoleranz als Schlüsselfaktoren für die erfolgreiche Invasion von <i>Daphnia lumholtzi</i> in Nordamerika“
07/2002 – 08/2002	Laborpraktikum in Abteilung Evolutionsökologie am Ökologischen Institut der LMU München
11/1995 – 05/2002	Studium der Biologie an der LMU München (Abschluss als Diplom-Biologin); Hauptfach: Zoologie, Nebenfächer: Ökologie, Botanik, Anthropologie & Humangenetik; Diplomarbeit (Abteilung Evolutionsökologie): „Verteidigungen als Vorteil invasiver Arten gegenüber nativen Arten“
09/1986 – 07/1995	Wilhelm-Hausenstein-Gymnasium, München

Lehrtätigkeiten an der Universität

2003 – 2008	Praktikanten-Betreuung im Rahmen der Promotion
2003, 2004 und 2007	Wissenschaftliche Hilfskraft bei Praktikum „Artenvielfalt Zoologie“ am Zoologischen Institut der LMU München
2002 und 2007	Wissenschaftliche Hilfskraft bei ökologischem Laborpraktikum
2006	Wissenschaftliche Hilfskraft bei Praktikum „Basiskurs Ökologie und Evolutionsbiologie“
2004 – 2005	Wissenschaftliche Hilfskraft (je 1 Woche) bei Exkursion „Ökologie der Hochalpen“ im Engadin (Schweiz)
2003 – 2004	Wissenschaftliche Hilfskraft (je 2 Wochen; inkl. Führung von Tauchgruppen) bei meeresbiologischen Exkursionen „Ökologie des Mittelmeers“ in Sardinien (Italien) und „Ökologie der Korallenriffe“ in Dahab (Ägypten)
2003	Wissenschaftliche Hilfskraft bei „Ökologischem Grundpraktikum“
2001 – 2002	Praktikanten-Betreuung im Rahmen der Diplomarbeit
2000 – 2001	Studentische Hilfskraft bei Praktikum „Artenvielfalt Zoologie“ am Zoologischen Institut der LMU München

Stipendien

- 03/2006 – 02/2007 Promotionsstipendium im HWP (Hochschul- und Wissenschaftsprogramm) der LMU München
- 10/2002 – 03/2005 Promotionsstipendium (Begabten-Graduiertenförderung) der Hanns-Seidel-Stiftung e.V. (HSS), München

Veröffentlichungen und Manuskript

Engel K, Tollrian R. (2009) Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America? *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 276, 1865-1873.

Engel K, Tollrian R, Jeschke JM. (2011) Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity. *Communicative & Integrative Biology* 4, 247-250.
(eingeladener Review)

Engel K, Tollrian R. (2012) Competitive ability, thermal tolerance and invasion success in exotic *Daphnia lumholtzi*. *Journal of Plankton Research* 34, 92-97.

Engel K, Schreder T, Tollrian R. Morphological defences of invasive *Daphnia lumholtzi* protect against vertebrate and invertebrate predators. *Journal of Plankton Research*, eingereicht.

BEITRÄGE DER KOAUTOREN

Alle Artikel und das Manuskript basieren vorwiegend auf meiner eigenen Arbeit, allerdings wurde ich dabei im nachfolgend dargestellten Umfang von einigen Koautoren unterstützt:

Artikel 1:

Engel K, Schreder T, Tollrian R. Morphological defences of invasive *Daphnia lumholtzi* protect against vertebrate and invertebrate predators. *Journal of Plankton Research*, eingereicht.

Thomas Schreder erhob im Rahmen seiner Diplomarbeit die Daten der Fischprädatationsversuche. Ralph Tollrian war an der Konzeption der Versuche, der Interpretation der Ergebnisse und am Verfassen des Manuskripts beteiligt.

Artikel 2:

Engel K, Tollrian R. (2009) Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America? *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 276, 1865-1873.

Ralph Tollrian unterstützte mich bei der Konzeption der Versuche, bei der Interpretation der Ergebnisse und beim Verfassen des Manuskripts.

Artikel 3:

Engel K, Tollrian R. (2012) Competitive ability, thermal tolerance and invasion success in exotic *Daphnia lumholtzi*. *Journal of Plankton Research* 34, 92-97.

Ralph Tollrian war an der Konzeption der Versuche, der Interpretation der Ergebnisse und am Verfassen des Manuskripts beteiligt.

Artikel 4:

Engel K, Tollrian R, Jeschke JM. (2011) Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity. *Communicative & Integrative Biology* 4, 247-250. (eingeladener Review).

Ralph Tollrian und Jonathan Jeschke wirkten am Verfassen des Manuskripts mit.

Weitere unterstützende Personen und Institutionen sind in den Danksagungen der einzelnen Artikel erwähnt.

EIDESSTATTLICHE VERSICHERUNG UND ERKLÄRUNG

Diese Promotion wurde im Sinne von §12 der Promotionsordnung von Prof. Dr. Ralph Tollrian betreut und von Prof. Dr. Herwig Stibor vor der Fakultät vertreten.

Ich versichere hiermit an Eides statt, dass die vorliegende Dissertation von mir selbständig und ohne unerlaubte Hilfe angefertigt wurde.

Hiermit erkläre ich, dass die Dissertation keiner anderen Prüfungskommission vorgelegt worden ist und dass ich mich nicht anderweitig einer Doktorprüfung ohne Erfolg unterzogen habe.

München, 26. September 2013

Katharina Engel